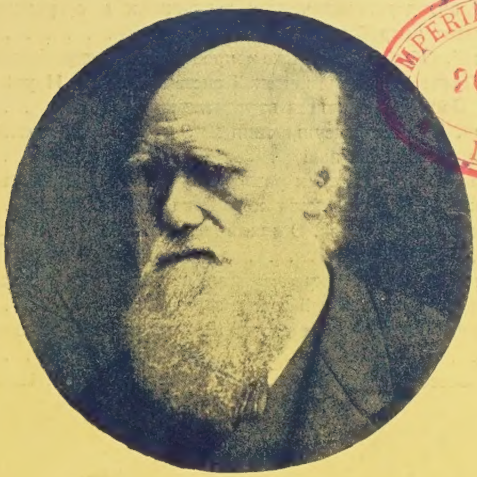
АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Советская БОТАНИКА



IMPERIAL MYCOLOGICAL INSTITUTE
26 MAR. 1940

№ 6-7 1939

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА-ЛЕНИНГРАД

СОДЕРЖАНИЕ

№ 6—7, 1939 г.

Стр

I. **В. И. Полянский.** 80-летие выхода в свет «Происхождения видов» 5
II. **С. В. Юзепчук.** Проблема вида в свете учения Дарвина 12
III. **А. П. Ильинский.** Дарвин и фитогеография 35
IV. **Б. Н. Городков.** Есть ли родство между растительностью степей и тундр? . . . 41
V. **И. М. Крашенинников.** Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией северной Евразии в плейстоцене и голоцене 67
VI. **Д. И. Сапожников.** Эволюция фотосинтеза 100
VII. **А. А. Еленкин.** Несостоятельность «закона» подвижного равновесия и теории эквивалентогенеза 113
VIII. **И. В. Палибин.** Гериберт Нильсон в борьбе с дарвинизмом 129
IX. **Р. Зингер.** Об антидарвинистических тенденциях в современной систематике высших базидиальных грибов 139
X. **В. И. Полянский.** Об одной попытке «опровержения» дарвинизма в современной систематике. (По поводу «динамической системы» Bunzô Hayata) 145
XI. **Н. А. Наумов.** Вопросы эволюции паразитизма у грибов 155
XII. **М. А. Литвинов.** Влияние высушивания на *Saccharomyces cerevisiae*, их развитие, изменчивость и расообразование 163
XIII. **П. А. Черномаз.** О перспективах развития учения Ч. Дарвина в СССР на базе социалистических форм сельского хозяйства 199
XIV. **Г. А. Шпонько и Г. В. Озеров.** О влиянии подвоя на рост и развитие плодового дерева 206
XV. **М. Я. Школьник.** Влияние микроэлементов на засухоустойчивость, солевыносливость растений и на химический состав зерна 218
XVI. **А. В. Ярмоленко.** О лишенных сосудов ископаемых древесинах из мезозоя Союза ССР 234
XVII. **В. П. Савич.** Всесоюзная сельскохозяйственная выставка 1939 г. 246

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

СОВЕТСКАЯ БОТАНИКА

Гл. редактор акад. В. Л. Комаров
Отв. редактор д. б. н. Б. К. Шишкин
Отв. секретарь к-т б. н. М. А. Литвинов

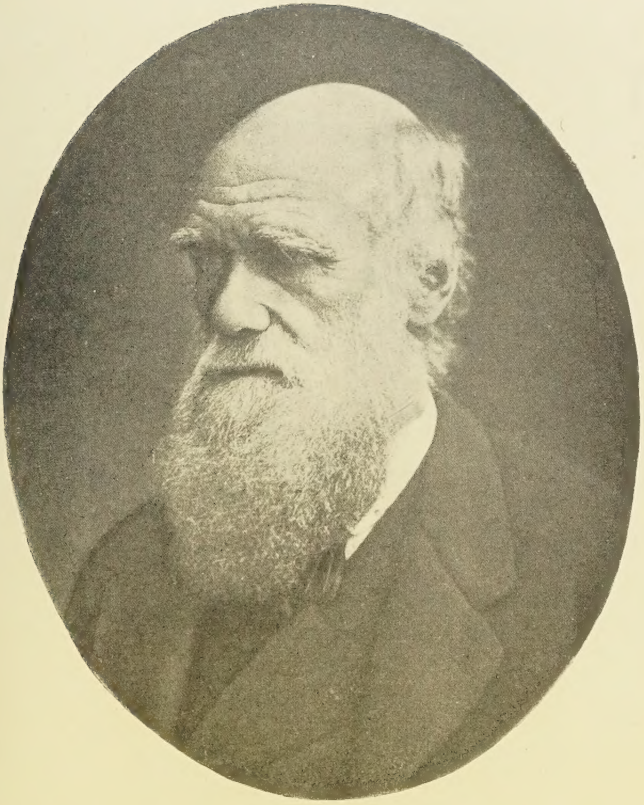
№ 6—7

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА · 1939 · ЛЕНИНГРАД

Технический редактор Р. С. Волховер
Корректор А. А. Мирошников

Сдано в набор 17 октября 1939 г. — Подписано к печати 27 декабря 1939 г.—Формат бум. 70×105 см.—15, 75 п.л.+ 4 вклейки.—65888 тип. зн. в п. л. — 25,4 уч.-авт. л. — Тираж 3600. — Ленгорлит № 5257. — АНИ № 1198. —Заказ № 996

Типо-литография Изд-ва Академии Наук СССР. Ленинград, В. О., 9 линия, 12



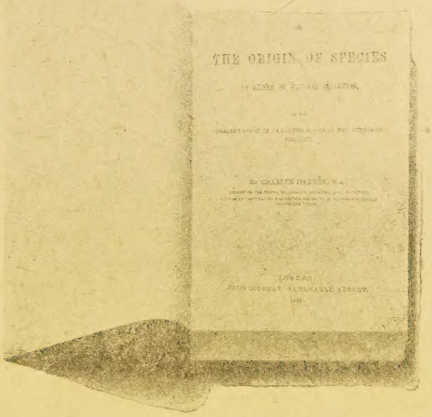
Charles Darwin

Digitized by the Internet Archive
in 2025

https://archive.org/details/botanicheskii-zhurnal_1939_6-7

Памяти величайшего биолога Чарлза Дарвина в знаменательную дату восьмидесятилетия выхода в свет „Происхождения видов" посвящается этот номер

Редакция журнала „Советская ботаника"



ОЧЕНЬ ЦЕННО СОЧИНЕНИЕ ДАРВИНА И ГОДИТСЯ МНЕ КАК ЕСТЕСТВЕННО-НАУЧНАЯ ОПОРА ИСТОРИЧЕСКОЙ КЛАССОВОЙ БОРЬБЫ.

МАРКС.

... СЛЕДУЕТ УКАЗАТЬ НА ДАРВИНА, КОТОРЫЙ НАНЕС СИЛЬНЕЙШИЙ УДАР МЕТАФИЗИЧЕСКОМУ ВЗГЛЯДУ НА ПРИРОДУ, ДОКАЗАВ, ЧТО ВЕСЬ СОВРЕМЕННЫЙ ОРГАНИЧЕСКИЙ МИР, РАСТЕНИЯ И ЖИВОТНЫЕ, А СЛЕДОВАТЕЛЬНО ТАКЖЕ И ЧЕЛОВЕК, СУТЬ ПРОДУКТЫ ПРОЦЕССА РАЗВИТИЯ, ДЛИВШЕГОСЯ МИЛЛИОНЫ ЛЕТ.

ЭНГЕЛЬС.

... ДАРВИН ПОЛОЖИЛ КОНЕЦ ВОЗЗРЕНИЮ НА ВИДЫ ЖИВОТНЫХ И РАСТЕНИЙ, КАК НИЧЕМ НЕ СВЯЗАННЫЕ, СЛУЧАЙНЫЕ, «БОГОМ СОЗДАННЫЕ» И НЕИЗМЕНЯЕМЫЕ, И ВПЕРВЫЕ ПОСТАВИЛ БИОЛОГИЮ НА ВПОЛНЕ НАУЧНУЮ ПОЧВУ, УСТАНОВИВ ИЗМЕНЯЕМОСТЬ ВИДОВ И ПРЕЕМСТВЕННОСТЬ МЕЖДУ НИМИ.

ЛЕНИН.

... НАУКА ЗНАЕТ В СВОЕМ РАЗВИТИИ НЕМАЛО МУЖЕСТВЕННЫХ ЛЮДЕЙ, КОТОРЫЕ УМЕЛИ ЛОМАТЬ СТАРОЕ И СОЗДАВАТЬ НОВОЕ, НЕСМОТРЯ НИ НА КАКИЕ ПРЕПЯТСТВИЯ, ВОПРЕКИ ВСЕМУ. ТАКИЕ МУЖИ НАУКИ, КАК ГАЛИЛЕЙ, ДАРВИН И МНОГИЕ ДРУГИЕ, ОБЩЕИЗВЕСТНЫ.

СТАЛИН.

80-ЛЕТИЕ ВЫХОДА В СВЕТ «ПРОИСХОЖДЕНИЯ ВИДОВ»

В. И. Полянский

(Ботанический институт Академии Наук СССР)

I

24 ноября 1859 г. в Лондоне была издана книга, которой суждено было произвести полный переворот в биологических науках. Автором ее являлся Чарлз Дарвин (Charles Darwin), а заглавие в подлиннике гласило: «The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life». Значение этого чисто биологического труда не ограничилось рамками одной лишь биологии, но сказалось гораздо шире. Изложенная и обоснованная в ней теория развития органической природы в своих основных чертах является неотъемлемой частью диалектико-материалистического мировоззрения. Недаром К. Маркс, по прочтении «Происхождения видов», уже в декабре 1860 г. писал Ф. Энгельсу: «Хотя изложено грубо по-английски, но эта книга дает естественно-историческую основу нашим взглядам.»[1] Высокая оценка этому произведению давалась основоположниками марксизма-ленинизма неоднократно. И хотя, на ряду с этим, Ф. Энгельс высказал по поводу учения Дарвина и ряд в высшей степени важных критических замечаний, тем не менее некоторые присущие ему недостатки носят второстепенный характер и отнюдь не искажают материалистической сущности этого учения, которое, говоря словами того же Энгельса, «решает рассматриваемую проблему более чем удовлетворительно».[2] Еще совсем недавно, в своей исторической речи на приеме в Кремле работников высшей школы 17 мая 1938 г., товарищ Сталин, говоря о людях науки, умевших ломать старое и создавать новое, рядом с именем Галилея назвал и имя Дарвина.[3]

Дарвин предполагал озаглавить свою книгу «Извлечение из труда о происхождении видов и разновидностей посредством естественного отбора». Только после возражений своего издателя Мёррея он заменил это заглавие тем, под которым она и была издана. Как известно, первоначально предполагавшееся заглавие объясняется тем, что сам Дарвин смотрел на свое произведение лишь как на краткое изложение своих взглядов, необходимость опубликования которых была вызвана получением им от Уоллеса очерка, содержавшего теорию, чрезвычайно близкую к воззрениям самого Дарвина, «вынашивавшимся» им, без придания их широкой огласке, уже в течение 20 лет. Что же касается своего большого труда с более подробным изложением и фактическим обоснованием его взглядов, должного, по подсчету Дарвина, занять около 30 томов, то он так и не был закончен. Были опубликованы только два тома, составившие его классическую работу «Об изменчивости прирученных животных и возделываемых растений» (1868). Однако исключительное значение в деле ознакомления с дарвинизмом сыграло именно то, что Дарвин рассматривал лишь как краткое

---

[1] К. Маркс и Ф. Энгельс. Сочинения, т. XXII. Гос. соц.-эконом. изд., 1931, стр. 51.

[2] К. Маркс и Ф. Энгельс. Сочинения, т. XIV. Гос. соц.-эконом. изд., 1931, стр. 650.

[3] Речь товарища Сталина на приеме в Кремле работников высшей школы 17 мая 1938 г. Гос. изд. полит. литер., 1938, стр. 4.

«извлечение» из своего большого труда, его «Происхождение видов», заключающее систематическое изложение всех основных моментов его учения.

Общеизвестно то огромное впечатление, которое произвело на читающую публику «Происхождение видов». Первое издание в количестве 1250 экземпляров было распродано в один день, так что сразу пришлось готовить новое издание. Читатели разделились на два лагеря — от восторженных почитателей (вначале — меньшинство) до ожесточенных критиков, со всеми «промежуточными ступенями» между этими двумя крайними точками зрения. Впрочем, еще до выхода в свет «Происхождения видов» уже определилось двоякое отношение к этому труду. Если знаменитый Ч. Ляйелль (который, как известно, сам долго не решался принять новое учение) в президентском адресе по отделению геологии на съезде Британской ассоциации в Абердине в весьма лестных для Дарвина выражениях предупреждал о скором выходе новой книги, то «его преподобие» С. Гофтон в адресе Геологическому обществу в Дублине сделал то же, однако в совершенно иной форме, утверждая, что сочинение Дарвина представляет собой или сплошной трюизм, или противоречит фактам.

После опубликования «Происхождения видов» все силы реакции обрушились на это произведение. Весьма характерно, что особенно резким нападкам Дарвин подвергся со стороны клерикальных кругов. В этом отношении типичны, напр., выступления епископа Вильберфорса, который с исключительной самоуверенностью и невежественностью восстал против учения Дарвина и в печати (в «Quarterly Review», July, 1860) и устно (оксфордский диспут в июне 1860 г.). Но критиковали не только церковники. Так, геолог Седжвик, бывший когда-то учителем Дарвина — «бедный старый Седжвик», по выражению Дарвина, — писал о своей «ненависти к теории за ее решительный материализм», утверждая даже, что теория «указывает на развращенность ума у некоторых своих защитников».[1] Но энергично поддержанная рядом ученых (Ч. Ляйелль, Дж. Гукер, Т. Гексли — в Англии; Аза Грей — в Америке; Э. Геккель — в Германии; К. А. Тимирязев — в России и др.) эволюционная идея сравнительно скоро одержала победу. Однако на этом борьба за дарвинизм, как единственную материалистическую теорию развития органического мира, не кончилась; она лишь вступила в новую фазу. Эта борьба с новой остротой разгорается в наши дни. Прав был Дарвин, когда, при подготовке 6-го издания «Происхождения видов» (вышедшего в 1872 г.), писал в письме к Гексли: «. . .Будет еще продолжительная борьба после того, как мы помрем и исчезнем. . . »[2]

II

Понять все значение переворота, произведенного в биологии «Происхождением видов» Дарвина, можно только учитывая состояние науки в додарвиновское время. Как известно, современное естествознание, ведущее свое начало от эпохи Возрождения, характеризовалось, на первых этапах своего развития, не только накоплением огромного фактического материала, но и оформлением так наз. метафизического мировоззрения, блестящая общая характеристика которого дана Ф. Энгельсом в «Диалектике природы».[3]

Характерной особенностью метафизического периода в развитии естествознания (и, в частности, биологии) являлись две идеи, широко распространенные в то время. Это, во-первых, — идея абсолютной неизменяемости природы, непризнание наличия в ней какого-либо развития и, во-вторых, — идея целесообразности естественных процессов, трактовавшейся как изначальная в теологическом смысле. Диалектика развития науки в этот период заключалась в том, что накопление фактического материала в недрах самого метафизического естествознания

[1] Цитировано по А. Д. Некрасову (Борьба за дарвинизм. Изд. 2, Биомедгиз, 1937, стр. 44).
[2] Цитировано по М. А. Антоновичу (Чарлз Дарвин и его теория. 1896, стр. 192).
[3] К. Маркс и Ф. Энгельс. Сочинения, т. XIV, Гос. соц.-эконом. изд., 1931, стр. 475—492.

взрывало эти метафизические догмы изнутри, ибо новый материал явно не укладывался в прокрустово ложе старых теоретических построений. В стройном метафизическом мировоззрении начали образовываться первые бреши, долгое время, однако, не могшие расшатать его настолько, чтобы все это мировоззрение в целом рухнуло. В области биологии, в трудах ряда естествоиспытателей и философов XVIII и начала XIX вв., мы встречаемся с отдельными «элементами эволюционизма», за редким исключением не дающими, однако, сколько-нибудь цельной эволюционной концепции.[1] Но установленные факты настойчиво требовали своего объяснения. Биологические науки поставили на очередь ряд проблем, разрешение которых являлось очередной задачей на пути их дальнейшего развития.[2] Однако такие проблемы, как единство органического мира, установленное и морфологами, и физиологами, и систематиками, как проблема органической целесообразности, — все это не находило себе в рамках старого метафизического мировоззрения сколько-нибудь удовлетворительного разрешения. Никому другому, как именно Дарвину — в первую очередь в его «Происхождении видов» — удалось нанести метафизике в биологии окончательный удар и материалистически разрешить поставленные перед ним всем ходом предшествующего развития биологии основные задачи. Сопоставление Дарвина с Ламарком достаточно красноречиво свидетельствует об этом. Великому французскому ученому Ламарку, автору первой разработанной эволюционной теории, следует поставить в особую заслугу полный разрыв с первой идеей, характеризующей метафизическую биологию, — идеей неизменяемости природы. Однако вторая догма метафизической биологии — представление об изначальной целесообразности, — как известно, не была им преодолена, ибо молчаливое признание изначальной целесообразности реагирования организмов в ответ на изменения среды — одно из основных положений ламаркизма.

Тот переворот, который произвел в биологии Дарвин, имеет в своей основе внедрение в эту науку каузальной и исторической точки зрения. Трудно переоценить все значение этого факта! Это означало полный подрыв теологической идеологии. Это означало, далее, что Дарвин нанес решительный удар телеологическим представлениям в биологии. «Несмотря на все недостатки, — писал в 1881 г. по поводу учения Дарвина Маркс Лассалю, — здесь не только нанесен смертельный удар „телеологии“ в естественных науках, но и эмпирически выяснено ее разумное значение».[3] Этими словами Маркс подчеркивал, что Дарвин, не отбрасывая самого представления об органической целесообразности, трактовавшегося обычно его предшественниками чисто телеологически, совершенно по-новому, материалистически разъяснил его. Наконец, сама дарвиновская концепция развития дает все основания считать его стихийным диалектиком. Непрерывно идущий процесс развития, приводящий к возникновению новых видов, имеет — по Дарвину — своим источником не внешний толчок, а глубочайшие внутренние противоречия, заложенные в самой природе, ибо, как это образно выразил К. А. Тимирязев, «причина совершенства мира заключается в его крайнем несовершенстве, так как едва ли можно назвать совершенством гибель миллиардов существ для сохранения одного».[4]

В отличие от Ламарка Дарвин не только правильно вскрыл факторы исторического развития органического мира, но и бесспорно доказал самый факт наличия этого развития. Эти две стороны эволюционной проблемы — доказательство эволюции и выяснение ее движущих сил — неразрывно связаны в дарвинизме. «Натуралисты, — писал К. А. Тимирязев, — убедились в существо-

[1] В советской литературе последнего времени этот вопрос обстоятельно рассмотрен И. М. Поляковым (Под знаменем марксизма, 1938, № 6, стр. 146—171).

[2] Эти проблемы чрезвычайно выпукло сформулированы К. А. Тимирязевым в его «Историческом методе в биологии» (1922).

[3] К. Маркс и Ф. Энгельс. Письма. Гос. соц.-эконом. изд., 1931, стр. 118.

[4] К. А. Тимирязев. Чарлз Дарвин и его учение. Сельхозгиз, 1937, стр. 77—78.

вании эволюции только тогда, когда Дарвин показал, как она осуществляется».[1] При этом Дарвин опирался на весь огромный фактический материал, накопленный современной ему биологией. И в этом колоссальном арсенале фактов, среди которых многие были собраны самим Дарвином, совершенно исключительное место занимают данные сельскохозяйственной практики. Неразрывная связь дарвинизма с практикой — вот его характернейшая особенность. Нельзя понять ни самого факта появления «Происхождения видов» в середине XIX в. в Англии, ни исключительной действенности изложенного в этой знаменитой книге учения, не имея постоянно в виду, что дарвинизм явился теорией, обобщившей огромный опыт английской капиталистической сельскохозяйственной практики, явно противоречившей господствовавшей в науке того времени доктрине неизменяемости видов. Основной базой, давшей Дарвину синтезирующую идею для построения материалистической теории развития органического мира, явилась практическая селекционная работа английских растениеводов и животноводов. И, наоборот, учение Дарвина дает в руки практикам могучее оружие для переделки природы в желательную для человека сторону. В этом сила дарвинизма, ибо, как сказал товарищ Сталин в своей речи на Всесоюзном совещании стахановцев в 1935 г., «наука, порвавшая связи с практикой, с опытом, — какая же это наука?»[2]

III

К. А. Тимирязев определял дарвинизм как «современное, предложенное Дарвином, эволюционное учение, вытекающее из понятия об естественном отборе».[3] В этих словах весьма важно указание на то, что дарвинизм представляет собой вполне современное учение. Это указание полностью сохраняет свою силу и до сих пор.

В самом деле! Дарвин — меньше всего область истории науки. Дарвинизм — живое, действенное, вполне актуальное учение, дающее биологу руководящую нить в его работе. Как правильно подчеркивал К. А. Тимирязев, дарвинизм «охватывает почти всю совокупность биологических знаний».[4] Учение Дарвина равно касается и морфолога, и физиолога, и систематика, и представителей других биологических наук, причем касается вполне конкретно в их непосредственной практической работе. В этом отношении, как на это опять-таки неоднократно указывал К. А. Тимирязев, образцом применения общих принципов дарвинизма к разрешению конкретных биологических вопросов могут служить специальные ботанические работы Дарвина (по биологии цветов, по насекомоядным растениям, по движению растений). Значение дарвинизма не только в том, что он, исходя из единого принципа, разрешил огромное количество проблем, но также и в том, что он поставил на очередь целый ряд совершенно новых вопросов, требующих конкретных исследований с позиций дарвинизма. Нашей задачей должно являться не просто «хранить» учение Дарвина как своего рода ценный музейный экспонат, но и развивать его дальше в свете марксистско-ленинской методологии, применять на практике в нашей повседневной исследовательской работе. При этом борьба со всякого рода антидарвинистическими учениями, столь широко распространенными в современной буржуазной науке, должна являться каждодневной задачей всякого советского биолога.

Чрезвычайное обострение борьбы против дарвинизма в последнее время конечно, отнюдь не является случайным. Это — лишь одно из проявлений связанного с загниванием самой капиталистической системы общего усиления реак-

[1] К. А. Тимирязев. Значение переворота, произведенного в современном естествознании Дарвином (Ч. Дарвин. Полное собрание сочинений, т. 1. Гос. изд., 1925, стр. X).

[2] И. В. Сталин. Речь на Первом Всесоюзном совещании стахановцев 17 ноября 1935 года. Партиздат, 1935, стр. 22.

[3] К. А. Тимирязев. Дарвинизм и селекция. Сельхозгиз, 1937, стр. 15.

[4] Там же, стр. 82.

ционных идеалистических тенденций в современной буржуазной науке, подробный анализ которого был — на примере физики — дан В. И. Ленином в его работе «Материализм и эмпириокритицизм». Сравнительно немногие передовые ученые на Западе и в США занимаются положительной разработкой учения Дарвина. Но, на ряду с этим, мы встречаемся (особенно в некоторых странах) с откровенно реакционными, антинаучными взглядами, представляющими собой во многих случаях прямую фальсификацию науки. Таковы, напр., произведения Бетлена (1933), Томсона (1932), фашистствующих «теоретиков» расизма (Фишер, Гюнтер и мн. др.) и т. п. Чрезвычайно характерным фактом являются случаи прямого запрещения преподавания дарвинизма в школе (небывалый процесс), происшедшие в 1927 г. в своей беседе с первой американской рабочей делегацией сказал: «Такие случаи, как в Америке, где осудили недавно дарвинистов, у нас невозможны, потому что партия ведет политику всемерного отстаивания науки».[1] Но, конечно, далеко не всегда борьба с дарвинизмом ведется столь откровенно и остро. Гораздо чаще мы встречаемся с более скрытыми формами нападок на учение Дарвина, которые обычно сводятся к попыткам заменить его «новыми» эволюционными теориями, причем дарвиновским факторам эволюции не отводится никакой роли или — роль чисто второстепенная. Нередко также можно встретить утверждение, что дарвинизм является лишь гипотезой, носящей спекулятивный характер и поэтому отрицательной к точным данным той или иной биологической дисциплины. Если некоторые ранние противники Дарвина возражали не только против учения об естественном отборе, как факторе эволюционного процесса, но и против самого факта эволюции, то уже такие критики дарвинизма в XIX в. как Майварт, Келликер, Негели, Эймер, Коп и мн. др. являлись не противниками эволюции вообще, а лишь противниками дарвиновского ее объяснения. Характерно, что то, что представлялось ими «взамен» учения Дарвина, неизбежно представляло собой ту или иную модификацию ламаркизма. Ламаркизм, несмотря на попытки некоторых авторов (являющихся в этом отношении последователями Э. Геккеля) эклектически сочетать его с дарвинизмом, по существу всегда являлся и является явным прямым антиподом дарвинизма. В настоящее время такие авторы, как Гербарт Нильсон (1935, 1938), отрицающий самый факт эволюции, насчитывается единицами, но приверженцев неоламаркистского понимания эволюционного процесса в современной науке имеется не малое число. Нередко это — типичные сторонники идеи эктогенеза (Каммерер, 1925, 1927; Реншь, 1929; Гарме, 1929, 1934; Бэкер, 1931 и др.). Особенно характерной формой современного антидарвинизма является та или иная разновидность автогенеза (аристогенез Осборна, 1911, 1932, 1933; хологенез Розá, 1917; апогенез Пржибрама, 1929, и др.), иногда смыкающегося с преформистской концепцией эволюции (апогенез Пржибрама). Все эти многочисленные «новые теории», несмотря на обилие новых терминов, в принципиальном отношении в большинстве случаев не выходят из рамок старых антидарвинистических идей критиков Дарвина конца прошлого столетия.

Особой остроты борьба вокруг дарвинизма в XX в. достигла вокруг проблем молодой биологической науки — генетики, эволюционные концепции которой во многом могут рассматриваться как дальнейшее развитие доктрин неодарвинизма (вейсманнизма). Вопреки предмету своего изучения (наследственность и изменчивость), являющегося, на ряду с отбором, основным по нашему дарвинизма, генетика на первых шагах своего развития далеко, как известно, отошла от эволюционных проблем. Этот в корне ошибочный подход находил себе в трудах таких корифеев этой науки, как, напр., Иоганнсен, теоретическое «обоснование», сводившееся к той форме борьбы с дарвинизмом, на которую мы уже указывали выше и которая заключается в том, что эволюционное учение будто бы является скорее областью философии, чем точной науки, поэтому зависимость от него изучения наследственности якобы должна быть признана вредной. Это, впрочем, не мешало генетикам (и никогда не мешает и сейчас) противопоставлять

[1] И. В. Сталин. Вопросы ленинизма. Изд. 10, Партиздат, 1935, стр. 129.

генетику дарвинизм (в последнее время — особенно ясно у Пённетт, 1938), пытаться с позиций генетики ревизовать основные моменты дарвиновского учения и, наконец, неумеренно расширять роль и значение генетики, включая в сферу ее компетенции всю эволюционную проблему в целом. Последнее приводит к фактическому отрицанию исторического процесса развития в природе. Примерами могут служить «эволюционные» воззрения Лотси (1916, 1926 и др.), Бэтсона (1914 и др.) и т. п. В основе их взглядов по существу лежала пресловутая теория постоянства генов, являвшаяся одним из последних оплотов метафизики, в сущности лишеевского толка, в современной биологии. В настоящее время эти концепции частично преодолеваются генетикой. Но и сейчас еще она далеко не изжила тех методологических ошибок, которые привели к тому, что современный антидарвинизм столь часто использует в своей борьбе против будто бы «устаревшего» учения Дарвина именно данные генетики. Мы не собираемся в этой статье рассматривать остро дискутируемые в настоящее время в нашей стране проблемы этой науки в их связи с дарвинизмом. Мы не сомневаемся, что эта дискуссия принесет свои плоды и поможет отделить то действительно ценное, что безусловно имеется в генетике, от того метафизического антидарвинистического хлама, который является только тормозом на пути ее дальнейшего развития. Мы хотели бы только подчеркнуть, как одну из обычных форм нападок на дарвинизм со стороны многих современных генетиков (напр. Морган, Пённетт и др.), отрицание ими творческой роли отбора. В последнее время эта идея творческой беспомощности отбора нашла себе своеобразное выражение и в так наз. «теории преадаптации» Кено (1932), согласно которой приспособление есть результат выбора подходящей среды для данной, уже ранее возникшей структуры, а не следствие отбора определенной структуры в данной среде. Отрицание творческой роли отбора, сведение его к роли простого сортирующего фактора — несовместимо с дарвинизмом, ибо именно отбор — основной фактор органической эволюции — является тем началом, которое исторически, на основе изменчивости и наследственности, создает одновременно и все многообразие органических форм и их приспособленность к среде.

Современный этап борьбы за дарвинизм характеризуется, между прочим, тем, что борьба эта развертывается не только в сфере «общих вопросов», но и в конкретных биологических науках. Не только в современной буржуазной генетике, но — в той или иной степени — и в других биологических дисциплинах антидарвинизм занял прочные позиции. Напомним морфологию (Неф, 1919; Тролл, 1929; А. Мейер, 1935 и др.), систематику (Хайята, 1931 и др.) и т. д. И именно здесь, на конкретном материале, следует в первую очередь разоблачать всю несостоятельность, антинаучность и реакционность этих концепций, преподносящихся обычно под видом «последнего слова» современной науки, а по существу тянущих нас назад на старые додарвиновские метафизические позиции.

IV

Принципиально иным, нежели в капиталистических странах, является положение дарвинизма в СССР. И в этом отношении, так же как во многих других, СССР выступает как подлинный носитель культуры, критически осваивающий и развивающий далее все лучшее, что дала буржуазная наука. Это не значит, конечно, что на нашей почве вовсе не было попыток «заменить» дарвинизм «новыми» теориями — попыток, столь распространенных в настоящее время в странах капитализма. Подобные попытки, как известно, имели место и протекали в общем в направлениях, до известной степени сходных с некоторыми формами нападок на дарвинизм на Западе и в США. Так, идеи экогенеза находили у нас сторонников, напр., в лице Е. С. Смирнова, Вермеля и Кузина (1924) и др. Автогенетические концепции развивал, напр., Соболев (1924). Сюда же примыкает и теория номогенеза Берга (1922). Наконец, своеобразной попыткой возрождения бэтсоновских взглядов на эволюционный процесс являлись воззрения А. С. Серебровского (1926 и др.) и т. п. Однако у нас подобные теории не нашли и не могут найти себе сколько-нибудь широкого распространения.

Мы не можем здесь останавливаться на рассмотрении основных направлений в разработке проблем дарвинизма в СССР. Такие исследования, как работы покойного акад. А. Н. Северцова и его школы и др., несомненно, имеют выдающееся значение. Заметим лишь, что многие из развитых им положений, обоснованных на зоологическом материале, представляют большой интерес и для ботаника.

Дарвинизм в СССР - мощное течение, в котором вопросы теории и практики неразрывно слиты воедино. Нам хотелось бы особо подчеркнуть как специфическую черту, характеризующую разработку наследия Дарвина в Советском Союзе, — исключительно широкую и тесную его увязку с практикой нашего социалистического растениеводства и животноводства, поразительные успехи которых в настоящее время наглядно, перед всем миром, демонстрирует Всесоюзная сельскохозяйственная выставка. В этом отношении особенно показательны работы великого селекционера И. В. Мичурина, который на глубокой теоретической основе, развивая дальше учение Дарвина, добился замечательных практических результатов. В том же направлении идут и работы акад. Т. Д. Лысенко. Его теория стадийного развития растений, имеющая огромное значение для сельскохозяйственной практики, представляет собой образец применения исторического метода к изучению биологии индивидуального развития растительного организма. Создателями подлинно дарвинистической теории индивидуального развития растений и считаются по праву И. В. Мичурин и Т. Д. Лысенко.

Последующие исследования Т. Д. Лысенко (по внутрисортовому скрещиванию, по переделке природы растений и др.) являются великолепным примером исключительной действенности его подхода к природе, а теснейшая связь его работ с колхозной и совхозной практикой, выдвинувшей неисчерпаемые кадры новых людей — стахановцев социалистического сельского хозяйства, — может служить образцом для советских ученых. Расхождения Т. Д. Лысенко по некоторым основным вопросам с представителями формальной генетики находятся еще в стадии дискуссии. Но и сейчас уже ясно, что новая постановка им ряда проблем, связанных с изменчивостью, несомненно способствует преодолению генетикой того метафизического груза, который ей свойственен, — созданию действительно дарвинистической генетики. Мы должны помнить слова тов. Сталина: «Наука потому и называется наукой, что она не признает фетишей, не боится поднять руку на отживающее, старое и чутко прислушивается к голосу опыта, практики».[1] И, подходя с этим критерием к работам наших советских дарвинистов, мы с полным правом, в качестве примера подобного отношения к науке, называем великое имя самого Дарвина.

---

[1] И. В. Сталин. Речь на первом Всесоюзном совещании стахановцев 17 ноября 1935 г. Партиздат, 1935, стр. 22.

ПРОБЛЕМА ВИДА В СВЕТЕ УЧЕНИЯ ДАРВИНА[1]

(Доклад, сделанный в Дарвиновском семинарии БИН АН СССР 8 апреля 1939 г.)

С. В. Юзепчук

(Ботанический институт Академии Наук СССР)

Проблема вида является одной из центральных проблем биологии вообще. Дарвин не случайно назвал свою книгу, которой суждено было сыграть такую громадную роль в области биологических наук, навсегда утвердив в ней господство эволюционного учения, именно «происхождением видов». И глубоко прав был Уоллес, начавший известное свое сочинение о дарвинизме с утверждения, что для того, чтобы понять значение переворота, произведенного трудом Дарвина в естествознании, необходимо составить себе ясное представление о том, что́ разумеется под термином «вид», какой взгляд на этот счет господствовал во времена Дарвина, что́ он сам понимал и что́ вообще понималось под «происхождением» видов» (Wallace, 1890; Уоллес, 1911). Далее Уоллес писал, что именно отсутствие этих элементарных сведений заставляет часто людей принимать различные возражения, критику и затруднения, приводимые антидарвинистами в доказательство несправедливости теории Дарвина. Равным образом прав был и Тимирязев, поместивший в начале своего «Краткого очерка теории Дарвина» особую главу под заглавием «Понятие о виде», которую закончил словами: «*теперь только* (курсив наш. *С. Ю.*) мы можем приступить к изложению того, что собственно заслуживает названия теории Дарвина» (Тимирязев, 1939). Наоборот, изложение основ дарвинизма, оставляющее в стороне вопрос о виде, нельзя считать удовлетворительным, так как оно выбрасывает из учения Дарвина как раз то, что́ является одним из самых главных его моментов.

Систематику трудно представить себе процесс эволюции иначе, как «через вид», как происхождение одного вида от другого (или, иногда, от двух других). По этому поводу, впрочем, может быть высказано предположение, не имеем ли мы здесь результата известной привычки «мыслить видами», относить каждый исследуемый экземпляр растения непременно к какому-либо виду. На первый взгляд, такое возражение как будто действительно имеет основание. Систематика, в начале своего существования занимавшаяся только классификацией растений, является старейшей биологической дисциплиной, и вид есть старейшая классификационная единица. При всякой попытке классификации, человек начинает с выделения и обозначения именно видов; древнейший способ обозначения видов есть обозначение их при помощи монономинала, как это обычно делается примитивным человеком. Старейшая научная номенклатура (долиннеевская) как будто противоречит этому положению, так как на первом месте в долиннеевском «полиномиале» стоял то, как известно, родовое название. Но не надо забывать, что родовые названия на первых порах (до Турнефора) представляли собою сплошь и рядом чисто произвольные и искусственные группы.

---

[1] Помещая статью С. В. Юзепчука, посвященную проблеме вида, — вопросу, имеющему непосредственное отношение к учению Ч. Дарвина, — Редакция подчеркивает, что некоторые положения автора (по вопросу об объеме вида, о значении экспериментально-генетического метода в систематике и др.) являются дискуссионными и освещены односторонне. Редакция приглашает ботаников СССР высказаться на страницах «Советской ботаники» по существу затронутых С. В. Юзепчуком вопросов. *Ред.*

совершенно не соответствовавшие теперешним родам, между тем как виды долиннеевских авторов, как правило, могут быть с точностью отождествлены с признаваемыми в настоящее время. Принципиально поэтому совершенно правильными были попытки ряда ботаников как долиннеевских [Бельваль (Bellevalia, 1598), Ренеальм (Renealmus, 1611)], так и послелиннеевских [Бержер (Bergerer, 1783)] ввести мономинал в качестве видового названия в научную номенклатуру, не имевшие успеха лишь в силу их практического неудобства и даже полной неосуществимости из-за громадного количества потребных мономиналов и трудности их запоминания.

Однако совершенно очевидно, что упомянутая «привычка мыслить видами» играет в данном вопросе лишь второстепенную роль. Главное, благодаря чему проблема вида приобретает такое громадное значение, заключается в том, что, хотя при установлении какого-либо вида исследователь производит известную абстракцию, он имеет дело с объективно в природе существующей группой и отношениями. Вопрос об абстрактности или конкретности вида имеет за собою большую литературу; мнения, высказывавшиеся и высказываемые на этот счет различными авторами, подчас диаметрально противоположны. Вряд ли будет, однако, ошибочным утверждение, что в настоящее время подавляющее большинство систематиков, при установлении своих видов, твердо уверено в их реальном (в известном смысле) существовании. Многие из них, впрочем в разрез с действительным смыслом своих же собственных работ, выступают с декларациями относительно «нереальности» видовой категории, об условном ее значении. Происходит это, главным образом, по той причине, что систематики все еще никак не могут притти к какому-нибудь окончательному решению относительно того, что же следует считать «видом» и как его определять; в этом отношении вопрос в настоящее время стоит отнюдь не менее остро, чем во времена Дарвина, который, как известно, не только не дал (формально) своего определения вида, но даже отказался обсуждать в своем труде различные определения, предлагавшиеся другими авторами (Darwin, 1859; Дарвин, 1937, стр. 137). Дать универсальное определение вида, действительно, чрезвычайно трудно, и все попытки, делавшиеся в этом направлении, явно неудовлетворительны, причем определения то относятся лишь к какому-либо частному случаю, то, наоборот, настолько общи, что пригодны чуть ли не для любой таксономической категории.

И тем не менее, как бы противоречивы ни были определения вида, даваемые отдельными исследователями, как бы различны ни были их принципиальные установки в вопросе о виде, в высшей степени знаменателен тот факт, что установленные ими виды (если только данный автор был достаточно компетентен и располагал достаточным материалом), как правило, удерживаются в науке. Пусть другие авторы «низводят» их впоследствии до степени «подвида» или «разновидности», — это не так уж важно, ибо принципиальной разницы между низшими систематическими категориями, как мы увидим, нет. Важно то, что они не отбрасываются вовсе как ненужные. Это — лучшее доказательство того, что единицы эти не вымышлены. Поэтому происхождение видов действительно нужно объяснить; всякая теория эволюции, которая не ставит себе этой задачи, и не в силах ее выполнить, — неудовлетворительна уже по одной этой причине.

Перейдем теперь к рассмотрению главнейших представлений о виде, существовавших до Дарвина. Без освещения этого вопроса нельзя оценить ни значения сделанного Дарвином изменения наших представлений о виде, ни характера и смысла многих последарвиновских высказываний. Принято обычно начинать с определения вида, данного Линнеем, формулировавшим господствующую в додарвиновской научной литературе, так сказать, «официальную» точку зрения. Правда, Линней был отнюдь не первым автором, пытавшимся дать определение вида; в ботанике таким первым автором был, как известно, Рэй (Ray, 1685). Для наших целей, однако, достаточно ограничиться изложением взглядов Линнея, тем более, что между ним и Рэем в данном вопросе нет никаких разногласий по существу, и все дело сводится лишь к иной форме выражения тех же воззрений.

Определение вида, данное Линнеем (если его только можно считать определением), — общеизвестно. Оно содержится в 157 афоризме его «Философии ботаники» и гласит: «Видов мы насчитываем столько, сколько различных форм было создано вначале». Афоризм этот существенно дополняется следующим примечанием: «Видов столько, сколько различных форм вначале произвело бесконечное существо, каковые формы, согласно законам размножения, произвели множество других, но всегда подобных себе. Следовательно, видов столько, сколько различных форм или структур встречается в настоящее время» (Linnaeus, 1751, стр. 99). В другом месте (афоризм 162) Линней писал: «созданием природы всегда является вид (и род). . . Виды в высшей степени постоянны, так как образование их есть прямое продолжение (потомство) (одной особи)» (l. c., стр. 101). Говоря иными словами, для Линнея вид был единицею, реально существующею в природе, созданной единовременно и независимо от других видов и неизменною, причем для ее распознавания им выдвигались два критерия: морфологический или сходства структуры, и «генетический» или наследственной стойкости типа.

Вид не был, однако, низшею принимаемою Линнеем систематическою единицею; он различал еще так называемые разновидности (varietates). О них он писал в афоризме 158: «Разновидностей столько, сколько различных растений (вернее — форм. *C. fO.*) произошло из семян одного вида. Разновидность — это растение, измененное случайною причиною: климатом, почвою, зноем, ветром и т. д.; поэтому она восстанавливается с изменением условий (reducitur itaque in solo mutato). Типы (species) разновидностей суть: размеры, махровость, курчавость, окраска, вкус, запах» (l. c., стр. 100). В противоположность виду, разновидность — «создание культуры»; этому «учит нас садоводство, так как оно их обычно и производит (l. c., стр. 101) и снова приводит в прежнее состояние». Нетрудно видеть, что линнеевское определение разновидности более всего подходит к тому, что современное учение о наследственности обычно называет модификацией.

Казалось бы, таким образом, что различие между видом и разновидностью, мыслившееся Линнею, должно было бы иметь вполне принципиальный характер. Но таким оно было только в теории, на практике же дело обстояло совершенно иначе. Вопреки вышеприведенному определению разновидности, Линней в своих собственных сочинениях сплошь и рядом выдавал за «разновидности» формы, никоим образом не подходившие под данное им же определение этой категории. Многие из его «видов» представляли собою агрегат глубоко различных форм явно высокого таксономического значения. Так, все известные Линнею виды рода *Fragaria* (в его современном понимании) он считал разновидностями одного лишь вида — *Fragaria vesca*, все незабудки (*Myosotis*) — разновидностями одного вида — *Myosotis scorpioides*. Такие виды первоцветов, как *Primula officinalis*, *P. elatior* и *P. acaulis*, принимались им за разновидности одного вида *P. veris*. Константность всех этих «разновидностей», в полном противоречии с линнеевским определением разновидности, настолько очевидна, что и сам Линней писал о *P. veris*: «varietates licet constantes β. γ. non specie distinguo uti nec Matrum ab Europaeo» (Linnaeus, 1762). Естественно, что такие «виды» последующие авторы, ища выхода из создавшегося положения, вскоре после Линнея стали разбивать на более мелкие, соответствующие по своему объему «разновидностям», различавшимся у этих видов Линнеем. Но гораздо хуже дело обстояло с такими константными же формами, которые нельзя было счесть за отдельные виды вследствие того, что признать их за созданные «вначале» было невозможно из-за явно молодого их возраста. Таковы, напр., сорта культурных растений. Есть основание думать, что знаменитый афоризм 310 [«varietates levissimas non curat botanicus» (Linnaeus, 1751)] имел в виду как раз эти последние [ср. Друммонд (Drummond, 1927)]. Но как было запретить ботанику интересоваться такими явно возникшими в культуре константными формами, которые никак нельзя было причислить к «varietates levissimae», как, напр., *Fragaria monophylla* Duch.? Как раз открывший это растение Дюшен (Duchesne), автор замечательной для

своего времени монографии рода *Fragaria* (1766), едва ли не первый [illegible] внимание на противоречие между определением вида и разновидности, данным Линнеем, с одной стороны, и поведением видов и разновидностей в природе и культуре — с другой; надо сказать, что Дюшен был современником Линнея и состоял с ним в переписке, в частности, по поводу *F. monophylla*.

В послелиннеевской литературе противоречие это разрешалось двояким образом. Одни авторы, которых мы назовем ходким в настоящее время названием «дробителей» («splitter»; ср. Rydberg, 1929), склонны были рассматривать как особый вид всякую константную форму. Виднейший из представителей этого направления, Вильденов, дал следующее любопытное определение вида: «Вид — это каждое отдельное, относящееся к какому-либо роду растение которое, будучи выращено из семян, остается неизменным (в своих признаках)» (Willdenow, 1798). В сущности, определение это, — лишь доведение до своего логического конца линнеевское; и тем яснее его расхождение с фактом существования «константных разновидностей», допускавшимся Линнеем начиная с 1755 г. (Linnaeus, 1755). Далее Вильденов, давший, между прочим, определение разновидности совершенно в духе Линнея, писал: «Виды, которые различаются лишь с большим трудом друг от друга, но которые все же, будучи выращиваемы из семян, остаются постоянно теми же, очень легко смешать с разновидностями; благодаря большому сходству с другими видами, они называются некоторыми ботаниками подвидами. Но так как с простым делением на виды и разновидности можно определить все, и это деление легко понятно, то принятие подвидов кажется излишним» (Willdenow, l. c.).

Таким образом, исходя в вопросе о виде от тех же отправных точек, что и Линней, Вильденов давал в то же время значительно более четкие и категорические формулировки своих воззрений. Естественно, что виды Вильденова, к слову сказать культивировавшего в Берлинском ботаническом саду множество растений и бывшего тонким диагностом, оказались по своему объему в целом ряде случаев значительно мельче линнеевских; с другой стороны, число «разновидностей» у Вильденова сведено до минимума. На сходных позициях с ним в обоих этих отношениях стоял и автор знаменитого «Prodromus» А. П. де Кандоль (A. P. de Candolle), которому, однако, принадлежит определение вида, по существу мало отличающееся от определений Рэя и Линнея (1819). Оба эти исследователя оказали громадное влияние на современных им, а в значительной мере и на последующих флористов и систематиков; достаточно назвать имена следующих «дробителей» (некоторых из них, впрочем, с различными оговорками): Пресль (Presl), Опиц (Opiz), Шлейхер (Schleicher), Э. Фриз (E. Fries), Вейхе (Weihe), Нее (Nees), Хост (Host), Тюйо (Thuiller), отчасти Рейхенбах (Reichenbach), а у нас — Маршалл Биберштейн (Marschall v. Bieberstein), Фишер (Fischer) Стевен (Steven), Бунге (Bunge), Турчанинов, Черняев, Рупрехт (Ruprecht).

Но кроме этого пути, долженствовавшего вывести систематику из создавшегося тупика, был еще и другой, исходивший в первую очередь из того решения вопроса об объеме вида, который на практике (не в теории!) давался Линнеем в его сочинениях. Авторы, следовавшие этим путем, стремились сохранить виды в придававшемся им Линнеем объеме, а зачастую давали их и в еще более широком понимании, что делалось путем «втискивания» в пределы установленных Линнеем видов множества позже открытых форм, подчас плохо укладывавшихся в рамки линнеевских диагнозов. Зато число «разновидностей» и прочих подчиненных виду категорий у этих авторов возрастает (ср. Kehder, 1927), причем им, конечно, приходится отказаться от линнеевского определения «разновидности»: в разновидности зачисляются константные формы из ряда с неконстантными. Совершенно понятной становится необходимость для таких авторов, за которыми сейчас закрепилось наименование «укрупнителей» («lumper»; ср. Rydberg, l. c.), найти другие критерии, помимо оказавшегося несостоятельным критерия константности, которые помогли бы отличать «настоящие» виды от «разновидности». В качестве таких критериев напр. выдвигались: 1) бесплодие помесей между «настоящими» видами, 2) значительность отличительных

признаков и 3) отсутствие промежуточных форм между «настоящими» видами («hiatus»).

На точке зрения типичного «укрупнительства» стоял целый ряд виднейших флористов и систематиков своего времени, напр., Кох (Koch), Гренье и Годрон (Grenier и Godron), Вимм[illegible] и Ланге (Willkomm u. Lange), Рейхенбах (Reichenbach — в более поздний период своей деятельности), Гризебах (Grisebach), Гукер (Hooker), Бентам (Bentham), Буассье (Boissier—во «Flora Orientalis»), Альф. де Кандоль (Alph. de Candolle), Аса Грэй (Asa Gray), а у нас отчасти Ледебур (Ledebour), в особенности же Э. Регель (E. Regel) и Траутфеттер (Trautvetter).

Была ли какая-нибудь закономерность или последовательность в выступлениях «дробителей» и «укрупнителей»? Безусловно была: достаточно указать, что в промежуток времени «между Линнеем и Дарвином» второе направление, в общем, явилось на смену первому; вскрывать здесь причины такой последовательности не входит в мою задачу. Много, однако, значили также и индивидуальные особенности того или иного автора, а также существование в отдельных странах более или менее устойчивых «школ» локального характера и значения и другие аналогичные причины. В результате, оба эти направления на протяжении почти всего рассматриваемого периода практически существовали одновременно, что не могло не вести к постоянной разноголосице и пререканиям в вопросе о понимании границ и объема видов.

Такое положение дела представляло, конечно, немалые затруднения с точки зрения догмы единовременного творения и постоянства видов. И действительно, виды, с одной стороны, считались созданными «in principio» и неизменными, с другой же — налицо был полный субъективизм при установлении их. Далее, что касается трех главнейших критериев «настоящего» вида, выдвинутых «укрупнителями», то, во-первых, весьма рано сделались известными плодовитые гибриды между несомненными видами [они были известны уже Кельрейтеру (Kölreuter, 1761)]. Во-вторых, приходилось считаться с полной невозможностью договориться о том, какие же признаки считать достаточно важными для принятия той или иной формы за вид, а какие — недостаточными. Наконец, в-третьих, стало обнаруживаться все больше и больше фактов, свидетельствовавших о наличии «переходов» между так называемыми «линнеевскими» видами. Правда, во множестве случаев переходы эти были явно гибридного характера, но в те времена это далеко еще не было очевидным. Неудивительно, что попытки разрешить все эти противоречия более решительным образом стали проскальзывать все чаще и чаще.

Сама по себе идея условности и непостоянства видов — очень стара. Не говоря уже о философах (Локк,[1] Лейбниц[2]), идея непостоянства видов возникла в систематике еще задолго до Линнея [Турнефор (Tournefort, 1700), Маршан (Marchant, 1719)]. Да и сам Линней не был чужд ей, на что в новейшее время обратил внимание в особенности Альмквист (Almquist, 1917): Линней допускал, что первоначально было создано лишь по одному виду каждого естественного семейства и что все населяющие в настоящее время землю роды и виды растений произошли от этих видов в результате скрещивания (Linnaeus, 1762).

Значительно важнее, однако, выступления ряда послелиннеевских авторов, из которых в первую очередь следует упомянуть о так называемых «трансформистах». Впрочем, трансформисты — и, в частности, Жоффруа — лишь частично признавали принцип изменяемости видов: по их мнению, изменения не выходили за пределы определенных неизменяемых типов. Гораздо более радикальным по сравнению с ними был Ламарк. Учение Ламарка в известном смысле предста-

[1] Локк писал (в 1690 г.): «Было бы большой ошибкой считать, что существующие (организмы) так же расчленены природою на виды, как мы их делим на виды при помощи наименований» [цит. по Тимму (Timm, 1932, p. 20)].

[2] Лейбниц писал: «Все порядки существ природы образуют единую цепь, в которой различные классы так тесно связаны друг с другом, что невозможно указать, где начинается один и где кончается другой, потому что промежуточные виды должны иметь двоякое значение и отличаться признаками, по которым вид с одинаковым правом может относиться к одному или другому соседнему виду» (цит. там же).

вляется диаметральною противоположностью учению о постоянстве видов и, в сущности, явилось попыткою «ликвидации» вида (конечно, лишь в теории). По Ламарку «виды имеют лишь относительное постоянство». «Меняя местоположение, климат, образ жизни, особи мало-по-малу меняют форму, способности, организацию». При этом «на первых порах образуются простые вариации, но с течением времени постоянная разница в условиях порождает такие отличия, которые становятся их существенными свойствами, и эти особи, первоначально принадлежавшие к одному виду, оказываются превращенными в другой». По мнению Ламарка, с обогащением коллекций, все более и более заполняются пробелы между видами, и виды сливаются друг с другом благодаря наличию переходов между ними, образуя непрерывный ряд: что же касается различия между видами и разновидностями, то оно условно и субъективно; существующие классификации искусственны. Вообще же говоря, природа создавала лишь особи (Lamarck, 1809; Ламарк, 1911).

Надо сказать, что такое полное отрицание реальности вида было совершенно несвойственно Дарвину. Ламарка поэтому трудно считать настоящим идейным предшественником Дарвина во взглядах на вид; действительными такими предшественниками его являлись Леопольд фон Бух (L. v. Buch, 1825), Рафинеск (Rafinesque, 1836), Л. Рейхенбах (L. Reichenbach, 1837a); первых двух из них цитирует сам Дарвин. В частности, Л. фон Бух выражал в своем «Физическом описании Канарских островов» убеждение, что разновидности постепенно превращаются в постоянные виды, уже более неспособные к скрещиванию. Еще определеннее высказывался Рафинеск, писавший в своей «Новой флоре Северной Америки»: «Все виды могли быть когда-то разновидностями, и многие разновидности постепенно превращались в виды, приобретая своеобразные и постоянные признаки» (впрочем, он далее добавлял: «за исключением оригинальных типов или предков каждого рода»).

Особенно же интересным мне представляется малоизвестное широкому кругу читателей выступление Рейхенбаха; повидимому, оно ускользнуло и от внимания Дарвина. Рейхенбах писал в 1837 г., между прочим, следующее: «Насколько достоверно, что в прежнее время шло вымирание жизненных форм, причем никто в настоящее время не считает веру в такое вымирание чем-то безбожным, настолько нельзя бояться упреков в безбожии, если мы будем пытаться наблюдать в современности вновь возникающие формы и если примем как вероятное, что такие формы можно будет наблюдать и в будущем. Подобно тому как и гибель живых существ не вызывалась общими внезапными катастрофами, точно таким же образом творческое всемогущество работает и сейчас в смысле увеличения многообразия форм, медленно раскрывая его перед нашим взором, и заставляет признаки, по которым мы их отличаем, все более и более обособляться и увеличиваться». «Так повышались виды прошлого в роды, роды становились семействами и каждая ступень распадалась на многообразие своих форм» (l. c., стр. 60—61). В дополнение к приведенной цитате небезинтересно еще отметить позицию Рейхенбаха в вопросе о реальности вида, разрешавшемся им характерным для диалектической философии того времени образом (1837b, стр. 223).

Все эти высказывания, не говоря уже об их краткости и неопределенности, были, однако, лишь одиночными выступлениями, не оказавшими сколько-нибудь заметного влияния на ход развития науки. Факт наличия в прошлом подобных высказываний, конечно, ни в какой степени не умаляет значения выступления Дарвина, окончательно разрушившего веру в постоянство видов и вообще произведшего в представлении о виде коренной переворот. К краткому изложению основных взглядов Дарвина, связанных с теорией вида, мы и переходим.

Как ни общеизвестны эти взгляды, напомнить их все же не мешает, особенно в виду того, что у нас слишком часто представления, в корне противоречащие дарвиновской концепции вида, пытаются как-то увязать с учением Дарвина, причем в некоторых случаях высказывающие их авторы, повидимому, совершенно искренне считают себя дарвинистами.

Смысл дарвиновских высказываний о виде заключается, в первую очередь, в замене статического представления о виде, как о чем-то неизменном, представлением динамическим; вид берется Дарвином в его развитии, понимается как определенный, идущий в природе, процесс. По Дарвину нет принципиальной разницы между разновидностью, подвидом и видом систематиков. Разновидность — зачинающийся вид; вид — лишь более резко обозначившаяся и определившаяся разновидность. Каждый вид когда-то был разновидностью, каждая разновидность имеет тенденцию стать видом. Что касается подвида, то он есть форма, приближающаяся к виду, но не вполне достигшая этой степени. Относительно «разновидности» необходимо помнить, что дарвиновское понимание этой категории было всецело в духе «систематиков-укрупнителей» того времени. Дарвин находился в тесном общении и постоянной переписке с такими систематиками, как Бентам (Bentham), Гукер (Hocker), Аза Грэй (Asa Gray), и в вопросе о значении таксономических единиц держался одинаковых с ними взглядов; в частности, разновидности для этих систематиков были единицами более или менее высокого систематического значения и отнюдь не соответствовали разновидностям Линнея (и Вильденова), по поводу которых Линней писал: «Excludi possent varietates e re herbaria» (1751, стр. 100). Здесь особенно важно подчеркнуть, что Дарвин постоянно проводил различие между индивидуальным уклонением и разновидностью. Никогда он не выдавал индивидуального уклонения, каким бы резким оно ни было, за разновидность; это только тот материал, на основе которого может возникнуть разновидность в результате естественного отбора. Разновидность, в его понимании, является, таким образом, подлинною «таксономическою единицею» — единицею классификации, обладающею признаком множественности и занимающею определенный ареал или, другими словами, имеющею за собою определенную историю. В этом отношении Дарвин, совершенно так же как и Бентам, Гукер и другие систематики его времени, отличается от ряда позднейших флористов и систематиков (особенно германских), классифицирующих также и индивидуальные уклонения и даже модификации.

Итак, все три признававшиеся Дарвином низшие таксономические категории (т. е. разновидность, подвид, вид) суть различные стадии одного и того же процесса, и одна переходит в другую, причем отличительные признаки данной формы становятся при этом все более и более резкими и отчетливыми. Переход одной таксономической категории в другую совершается, по Дарвину, в силу различных причин, но главным образом в силу «накопляющего действия естественного отбора». Дарвин иронизировал по адресу систематиков, спорящих по поводу того, является ли какая-либо данная форма видом или разновидностью. «Не подлежит сомнению, — писал он, — что многие формы, признаваемые высококомпетентными судьями за разновидности, в такой степени похожи на виды, что были признаны за таковые другими, не менее компетентными судьями. Но обсуждать вопрос, следует ли их назвать видами или разновидностями, пока не существует общепризнанного определения этих терминов, значило бы болтать на ветер» (1937, стр. 146). В другом месте: «Когда воззрения, развиваемые мною в этой книге, а также и м-ром Уоллесом, или аналогичные взгляды на происхождение видов сделаются общепринятыми, мы можем смутно предвидеть глубокий переворот в области естествознания. Систематики смогут по-прежнему заниматься своим делом, но они будут избавлены от постоянного, как призрак преследующего их сомнения, — является ли та или иная форма истинным видом. И я уверен — говорю это на основании опыта, — что это будет немалым облегчением. Бесконечные споры о том, являются ли какие-то пятьдесят видов британских ежевик хорошими видами или нет, — прекратятся» (стр. 566).

Но такое повышение ранга систематической категории, соответствующее постепенному совершенствованию вида в процессе его эволюции, выражающемся, между прочим, и в том, что из молодого, едва намеченного образования вид становится с возрастом все более и более резко очерченным, представляет только одну сторону дела, только один из идущих в природе процессов, который сам по себе еще не приводит к возникновению нового вида. Однако, на ряду с ним,

все время идет еще и другой, совершенно отличный от первого процесс — процесс распада исходного вида на новые или же отчленения от него нового вида, притом сначала в виде опять-таки «разновидности». Согласно учению Дарвина, каждый вид имеет тенденцию увеличивать свою численность и занимаемую им площадь; в то же время другие жизненные условия, в которые при этом вид попадает, повышают изменчивость, и, чем больше занятый видом ареал, тем вид изменчивее. С другой стороны, те из индивидуальных изменений, которые наиболее приспособлены к новым условиям, подхватываются отбором, что и приводит к образованию новых разновидностей. «Мы видели также, — заканчивает Дарвин «общие выводы» из гл. II своего сочинения, — что именно наиболее процветающие и господствующие виды крупных родов в пределах каждого класса образуют средним числом наибольшее число разновидностей, а разновидности, как увидим далее, имеют тенденцию превратиться в новые отдельные виды. Таким образом крупные виды стремятся еще более разрастаться, и во всей природе замечается, что господствующие теперь формы жизни имеют тенденцию сделаться еще более господствующими, оставляя по себе многочисленных измененных и господствующих потомков» (стр. 154). Совершенно очевидно, что каждая разновидность представляет обычно какие-то новые черты по сравнению с произведшим ее видом и существует как бы вне ее, начиная собою (по крайней мере, потенциально) новую линию развития. Слабые же отличия, первоначально характеризующие данную «разновидность», в свою очередь имеют тенденцию разрастаться в более и более резкие, а сама разновидность — превратиться в новый отдельный вид, как об этом уже было сказано. При этом размеры различия вновь возникших видов как между собою, так и от родоначальной формы все более и более увеличиваются. Последнее явление Дарвин и назвал расхождением признаков или дивергенцией. В конечном итоге, число и разнообразие населяющих земной шар видов, таким образом, постоянно увеличивается, что имеет свой глубокий смысл; по Дарвину «преимущества, доставляемые обитателям одной и той же страны разнообразием их строения, в сущности, те же, которые доставляются индивидуальному организму физиологическим разделением труда между различными его органами, — вопрос, превосходно разобранный Мильн-Эдвардсом» (стр. 200).

Процесс увеличения числа видов, однако, не идет беспредельно. Предел ему кладет вымирание видов, которое может заставать виды на разных стадиях их формирования. «Нет надобности предполагать, — отмечает Дарвин, — что все разновидности или зачаточные виды достигают степени видов. Они могут вымирать или могут сохраняться на степени разновидности в течение весьма долгих периодов» (стр. 149). «По мере того, как образуются новые формы, если только мы не допустим, что число видовых форм может увеличиваться беспредельно, многие старые формы должны вымирать. А что число видовых форм в действительности не возросло беспредельно, в том ясно убеждает нас геология» (стр. 195 и 196).

Дарвин дал очень удачное и весьма образное сравнение вида с зеленою ветвью дерева (символизирующего весь растительный мир). В самом деле, вид развивается из почки — разновидности, растет до известного предела, сам в свою очередь развивает разновидности — почки; последние представляют непосредственное продолжение роста вида — ветви, но в то же время между ними и произведшим их видом существует определенная грань или скачок (перерыв непрерывности). Вымершие же и известные только по ископаемым остаткам формы изображаются засохшими и обвалившимися сучьями и ветвями (1937, стр. 217 и 218).

В полном согласии с представлением Дарвина о виде, мы можем рассматривать его двояким образом. С одной стороны, — как бы в виде ветви, т. е. беря все стадии его развития, из которых непосредственно наблюдаем в природе, конечно, только одну, другие же можем себе представить лишь гипотетически; с другой стороны, — в виде пересечения этой ветви плоскостью современности принимая за вид лишь ныне живущие его особи (так обычно поступает систе-

матик на практике). Совершенно ясно, что дело здесь лишь в различном подходе к одному и тому же явлению, и введение особого термина для вида — ветви, вроде неудачного термина «genorheithrum», предложенного Ламом (Lam, 1938) для единиц филогении в отличие от единиц систематики, вряд ли оправдано необходимостью.

Блестяще показав условность границ между разновидностью, подвидом и видом и иронизируя над систематиками, спорящими по поводу того, следует ли признать данную форму видом или только разновидностью, Дарвин в то же время не отказался от употребления первых двух терминов; наоборот, он употреблял их постоянно и очень охотно, придав им особый смысл — возрастных стадий развития вида. Поэтому он как бы узаконил эти категории, поставив практических систематиков в тяжелое положение — невольно продолжать споры, после Дарвина уже явно нелепые и становящиеся анахронизмом, о той или иной категории данной формы. Поступая так, Дарвин пользовался заимствованными им у современных ему систематиков и господствовавшими в то время среди них представлениями относительно числа, объема, соподчинения и способа обозначения таксономических категорий, отнюдь не задаваясь целью их критиковать и тем более предлагать какую-либо реформу в этом отношении. Возможность такой реформы была ему, впрочем, ясна. Совершенно отчетливое указание на это содержится, напр., в следующих словах Дарвина: «Весьма возможно, что формы, в настоящее время обыкновенно принимаемые за разновидности, впоследствии будут признаны достойными видовых названий, и в таком случае научный и обыденный языки достигнут большего согласия» (1937, стр. 566).

Реформа, о которой идет речь, была предложена А. Кернером (A. Kerner). Нелегко найти пример другого автора, который в течение своей жизни так радикально менял бы свои теоретические взгляды, как это делал Кернер. Выступив сначала с изложением воззрений ламаркистского характера (Kerner, 1865), Кернер вскоре отказался от своих первоначальных установок, дав работу, стоящую на позициях почти последовательного дарвинизма (Kerner, 1869). К концу своей жизни Кернер, однако, совершенно сошел с этих позиций, выступив с теорией явно антиэволюционного значения, о чем еще будет речь дальше.

Для нас наиболее ценной из всех работ Кернера является помянутая работа 1369 г. Эпиграф к этой работе взят из книги Дарвина. В предисловии говорится о значении книги Дарвина; по словам Кернера, она действует как фермент: никто не может освободиться от ее влияния, и вся работа Кернера имеет своею целью сделать «маленькую пристройку к зданию учения Дарвина».

Не будем излагать содержания этой интереснейшей работы, посвященной изучению группы *Tubocystis* рода *Cytisus* и важной еще потому, что она является одной из первых работ, разрабатывавших географическо-морфологический метод, правда в несколько ином направлении, чем позднейшие работы Веттштейна; ограничимся лишь изложением позиции Кернера в вопросе о виде. Кернер различает Abarten (вариации, индивидуальные изменения) и виды (стр. 46). Первые для него, как и для Дарвина, не являются еще систематическими единицами, но лишь материалом для возникновения видов; в благоприятных условиях они сохраняются, размножаются и создают себе ареал, давая, таким образом, начало новому виду. Соединение близких видов в один «сборный», по мнению Кернера, неправильно. Неправильно точно так же и подчинение одного вида другому в качестве «подвида» или разновидности. Ни наличие переходных форм, часто являющихся лишь «заходящими» формами, существование которых у близких видов неизбежно, и от которых, кроме того, неотличимы и гибриды, ни степень отличия (что́ субъективно) этого не оправдывают. Такие сборные или сложные виды — искусственны, относительно них всегда будут вестись споры, где проводить их границу: «еще дальше или, наоборот, сужать ее» (стр. 47). Кернер признает, что виды, в его понимании, неравноценны друг другу: они то крупнее, то мельче, и ставит вопрос, нельзя ли установить различные категории видов по их возрасту. По мнению Кернера, постановка такого вопроса совершенно правильна и проведение таких различий было бы крайне важным; на деле, однако,

оно с точностью невыполнимо; поэтому Кернер (стр. 47) не рекомендует различать, напр., между «хорошо развитыми видами» и «начинающимися», или плохими и хорошими, старыми и молодыми и т. п. (l. c., стр. 47 и 48).

Кернеру принадлежит, между прочим, лучшее для своего времени определение вида, не утратившее своего значения и поныне [по Кернеру следует признавать за особые виды такие формы, которые отличаются от родственных им форм вполне определенными признаками, такие формы, которые оплодотворяются и размножаются, встречаются в тысячах индивидуумов, сделались способными выдерживать конкуренцию и создали себе определенный ареал распространения (Kerner, 1871)].

Менее удачно его сравнение различных видов одного рода с вершинами отдельных гор какой-либо горной страны, которые могут быть весьма неодинаковой высоты и разделяться долинами разной глубины, но оставаться, тем не менее, совершенно обособленными друг от друга (A. Kerner, 1881, стр. 107 и 108); сравнение это, не говоря уже о «статическом» его привкусе, не отражает действительного характера взаимных отношений между видами, значительно уступая приведенному выше сравнению видов с зелеными ветвями дерева, захваченными в разные моменты их существования.

Продолжая дело Кернера, Веттштейн сделал крупный шаг к объективному установлению возраста вида. Как известно, для этой цели им было использовано географическое распространение видов, в частности, явление замещающих видов, по отношению к которому им был сформулирован следующий закон (впрочем, известный уже, в иной формулировке, Дарвину и Уоллесу): «Покуда между видами существует очень близкое родство, их ареалы граничат друг с другом и исключают друг друга, самые же виды обычно связаны переходными формами и очень сходны морфологически; виды более отдаленного родства встречаются в ареалах, более или менее отделенных друг от друга пространственно, или растут в том же районе, между ними большие отличия и нет переходных форм» (Wettstein, 1898). Закон этот [1] лег в основу разработанного Веттштейном «географическо-морфологического метода», составляющего одно из самых крупных достижений систематики видов; как это легко видеть, весь этот метод построен на дарвиновском принципе дивергенции. Подобно Кернеру, Веттштейн трактовал как отдельные виды даже самые молодые, не вполне еще сформировавшиеся, но уже обладающие самостоятельным ареалом формы, в номенклатурном отношении не делая различий между ними и старыми, вполне сложившимися видами и, таким образом, строго проводя в своих работах принцип бинарной номенклатуры. Что касается самого способа возникновения видов, то, хотя Веттштейн в отдельных случаях, как, напр., в вопросе о так называемых «сезонных» видах или расах, выказал себя подлинным дарвинистом (Wettstein, 1900), в основном он стоял, как известно, на позициях так называемого «неоламаркизма» (Wettstein, 1903), являясь одним из виднейших представителей этого направления. Однако неоламаркизм отнюдь не является необходимою предпосылкою и неотъемлемою частью метода Веттштейна. Перенесенный в начале текущего столетия на русскую почву В. Л. Комаровым (Комаров, 1901, 1908—1969), метод этот вскоре получил у нас полное признание, подвергся дальнейшей разработке и сделался основным рабочим методом русской, а впоследствии и советской систематики видов, причем первоначально присущий ему налет неоламаркизма в работах советских систематиков можно в настоящее время считать окончательно изжитым. Характерно, что в западноевропейской литературе метод этот, тесно связанный с учением Дарвина, в настоящее время в значительной мере игнорируется.

Вопрос о географическо-морфологическом методе неотделим от вопроса о так называемых «викарных» или замещающих видах и о значении изоляции

[1] Впоследствии он был вновь «открыт» зоологом Джорданом. Приведем его формулировку, менее, впрочем, удачную: «Если мы имеем какой-нибудь вид в каком-нибудь районе, то ближайший к нему вид следует искать не в том же и не в отдаленном, но в соседнем с ним районе, отделенном от первого какой-либо преградой или пространством такой ширины, что оно оказывает такое же действие, как преграда» (D. S. Jordan, 1926).

как фактора видообразования. Здесь уместным поэтому будет сделать небольшое отступление и выяснить точку зрения Дарвина в этом последнем вопросе.

Дарвину хорошо было знакомо явление замещающих видов. О нем он писал уже в своем дневнике путешествия на «Бигле», говоря о флоре и фауне Галапагосских островов (Darwin, 1845); в «Происхождении видов» о нем говорится неоднократно. Мало того, весь смысл учения Дарвина таков, что представить себе, в полном согласии с ним, самый ход формирования нового вида, распада прежнего вида на новые, — трудно без допущения, что часть особей исходного вида попадает в новые условия, отличные от прежних, в связи с чем ход эволюции начинает итти иначе, чем шел до сих пор. И тем не менее, Дарвин не отметил должным образом тесной связи своей теории с явлением географического замещения, недооценив значение явления изоляции для дивергенции. Любопытно, что вначале, под живым впечатлением от своего путешествия и непосредственных наблюдений в природе, он придавал изоляции очень большое, едва ли не первенствующее значение (письмо к Гукеру; Darwin, 1888). Однако впоследствии, работая над своей книгою, он перестал считать изоляцию необходимым условием для образования новых видов. Повидимому, это произошло в результате изучения фактического материала из области сельскохозяйственной практики, под властью которого Дарвин в период работы над «Происхождением видов» в значительной мере находился. В этом сочинении есть весьма характерное место, где Дарвин рисует, как может итти дивергенция между особями одного вида, растущими на одном и том же участке; речь при этом идет не о каком-либо конкретном случае, но приводится совершенно гипотетический, вымышленный и, надо сказать, мало убедительный пример (Darwin, 1859; Дарвин, 1937, стр. 198 и 199).

Работы таких исследователей, как М. Вагнер (M. Wagner, 1868a, b), Гелик (Gulick, 1872—1905) и Ромэнс (Romanes, 1886, 1897), посвященные выяснению роли фактора изоляции, приобретают поэтому особое значение. М. Вагнера обычно считают противником Дарвина. Надо, однако, сказать, что он сделался таковым лишь во втором периоде своей деятельности; в особенности в первой своей работе (1868a) он выказал себя дарвинистом и защитником Дарвина от нападок противников; свою «теорию миграций» М. Вагнер выставил как дополнение к теории Дарвина.

Ход видообразования изображается М. Вагнером в совершенном согласии с представлениями, существовавшими на этот счет у Дарвина. Дополнения его, составляющие закон миграции, сводятся к следующему: 1) чем больше изменений в условиях существования встречают отдельные особи при проникновении на новую территорию, тем интенсивнее проявляется их индивидуальная изменчивость; 2) чем меньше начинающему при этом действовать естественному отбору препятствуют скрещивание и конкуренция с наседающими иммигрантами того же вида, тем чаще природе удается образование новой разновидности (начинающегося вида); 3) чем полезнее для разновидности наступившие изменения различных органов, чем лучше они приспособлены к окружающей среде и чем дольше продолжается отбор начинающих разновидность колонистов без скрещивания с особями первоначального вида, тем чаще из разновидности образуется вид (M. Wagner, 1868a, 1889, стр. 96).

Как известно, после выступления М. Вагнера Дарвин в письме к нему настаивал на второстепенном значении изоляции и необязательности ее для возникновения нового вида. Может быть, как раз то обстоятельство, что взгляды М. Вагнера сразу не встретили признания, и привело его к занятию в дальнейшем гораздо более крайней позиции; М. Вагнер совершенно отошел от дарвиновских представлений о ходе видообразовательного процесса, противопоставив им свою «теорию сепарации». В тезисах 1875 г., при объяснении происхождения нового вида, М. Вагнер пытается обойтись уже вовсе без фактора естественного отбора. В тринадцатом пункте этих тезисов выражается мысль, что сумма отличий нового вида есть результат, с одной стороны, суммы отличий внешних условий, а с другой — суммы личных особенностей эмигрантов, а эти особенности

как показывает искусственный отбор, у прямых потомков обычно проявляются в усиленной степени (1889, стр. 291).

В нашей стране первые работы М. Вагнера, излагавшие его теорию миграций, сыграли очень большую роль, обратив на себя сначала внимание Максимовича (1855), а за ним и В. Л. Комарова, являвшегося основателем господствующей в настоящее время в СССР школы флористов и систематиков; на выработке мировоззрения В. Л. Комарова первоначальные взгляды М. Вагнера отразились весьма заметным образом.

После работ Керпера и Веттштейна, отказавшихся от употребления подчиненных виду категорий или, в лучшем случае, сохранивших их (впрочем, по большей части лишь в теории) для форм, не имеющих таксономического значения, или как временную категорию (Wettstein, 1924, 1933), особенное значение приобрело определение вида как низшей таксономической категории («ближайшей к индивидууму»), данное Ромэнсом. Это определение приводится, между прочим, Чулоком (Tschulok) (Чулок, 1926) в качестве разрешающего споры о том, что такое вид; Козо-Полянский считает его единственным возможным объективным определением вида (Козо-Полянский, 1922). Со справедливостью этих утверждений трудно не согласиться, если, конечно, сделать ту оговорку, что единицами современной (филогенетической) систематики, которая в первую очередь есть историческая наука, могут быть только формы, имеющие какую-то историю. Ни «модификации», ни индивидуальные вариации или уклонения (не говоря уже об уродливостях), ни единичные гибриды еще не являются классификационными единицами для систематики при всем том значении, какое они имеют при изучении явлений изменчивости.

В сущности, только парафраз определения Ромэнса с оговоркою, подобной вышеприведенной, представляет собою и определение вида, данное не так давно зоологом Джорданом (D. S. Jordan, 1926): «Вид есть распознаваемый род (kind) организмов, образовавшийся в результате естественной дивергенции жизни, прошедший сквозь испытание времени и уцелевший». В качестве логического следствия этих определений может рассматриваться выставленное Белли (Belli, 1901) положение о таксономической неделимости вида, так как формы, не прошедшие «испытания времени», не размножившиеся в должном числе и, вообще говоря, не являющиеся подлинными таксономическими единицами, этими определениями в расчет не принимаются, и, наоборот, формы, хотя бы и едва лишь наметившиеся, но уже практически различимые, победившие в борьбе за жизнь и потому заслуживающие внимания систематика, уже признаются за вид. Не может быть поэтому речи о так называемой «внутривидовой систематике», но — только о внутривидовой изменчивости.

Для всякого следящего за ходом развития советской флористики и систематики (в области высших растений) не является секретом, что изложенное сейчас представление о виде, как о низшей таксономической категории, характерно для весьма многих советских исследователей; оно принципиально и, в общем, последовательно проводится, напр., в редактируемой главою советских флористов — В. Л. Комаровым — капитальной «Флоре СССР» (Комаров, 1934—1939), где даже крайне молодые, но имеющие самостоятельный ареал константные формы трактуются в качестве отдельных видов на ряду с формами весьма древними и где формы модификационного значения, равно как и безареальные, как правило, не описываются вовсе. Неодинаковый возраст и различное систематическое значение форм, принимаемых за виды, выражается при этом косвенным путем, — они вскрываются при помощи ряда надвидовых категорий: вид в одних случаях является единственным представителем какого-либо монотипного рода, в других — может быть выделен в особую секцию более крупного рода или представляет собою лишь одну из многочисленных форм целой «серии» видов, которая, в свою очередь, то может составлять отдельную секцию данного рода, то представляет собою лишь одну из серий, входящих в состав секции, и т. д. В каждом из этих случаев мы составляем себе совершенно определенное представление о таксономическом значении, а следовательно,

и о возрасте данного вида. Исследователи, требующие, чтобы видами обозначались, по возможности, одновозрастные образования и «сравнимые» друг с другом величины, забывают, что ими же легко допускается разновозрастность других таксономических категорий, напр., родов. Такие роды, как, скажем, *Fragaria* и *Ginkgo*, конечно, совершенно не сравнимы по своему возрасту, и, однако, мы легко миримся с их сосуществованием, выражая разное их значение тем, что *Fragaria* относится нами в одну и ту же подтрибу с родом *Potentilla*, а *Ginkgo* мы считаем единственным родом не только целого семейства, но и класса.

Несмотря на все свои преимущества, реформа, предложенная Кернером и Веттштейном в отношении низших таксономических единиц, далеко не встретила общего сочувствия и признания. Можно даже сказать, что большинство западноевропейских систематиков за ней не последовало и что стремление к «большим» или «линнеевским» видам, равноценным друг другу по своему таксономическому значению, которым более молодые единицы подчиняются в качестве подвидов, разновидностей и т. п., приводящее к принципиальной замене бинарной номенклатуры номенклатурою многоименной (полиноминалами), как известно, до сих пор процветает в систематике и флористике. Оно особенно характерно для германских, и во вторую очередь — швейцарских и французских систематиков последарвиновского периода; особенно следует здесь отметить Энглера и его школу. Подчас нельзя даже сказать, чтобы их представления в вопросе о виде и его эволюции чем-либо принципиально отличались от взглядов сторонников рассмотренного перед этим направления. Лучшие из них в такой же степени могут придерживаться взглядов Дарвина на вид, как и те, а с формальной точки зрения даже в праве считать себя ближе стоящими к позиции Дарвина, так как Дарвин тоже, ведь, оперировал с подчиненными виду таксономическими категориями подвида и разновидности. Нам недавно случилось цитировать по другому поводу (Шишкин и Юзепчук, 1937) статью дарвиниста Теллунга (Thellung, 1918), выступившего в качестве идейного сторонника «полиноминалов», главное преимущество которых он видит в том, что с их помощью уже в самом названии растения можно выразить свои представления о его филогении. Однако, не говоря уже о том, что громоздкость и нестабильность пропагандируемых Теллунгом названий невольно отпугивают от их употребления, против защищаемого им способа обозначения низших таксономических единиц можно выдвинуть возражения и более принципиального характера. Несколько слов об этом будет сказано дальше, пока же отметим еще только одну особенность «укрупнителей» последарвиновского периода. Как правило, они считают вид чисто условной категорией, созданною лишь ради удобства. Позиция их в этом вопросе особенно ярко выражена Мебиусом, предложившим свою «формулу» для выражения числа существующих видов, пародирующую аналогичную линнеевскую: «Species tot numeramus quot formarum notiones diversarum ab auctoribus sunt conceptae» (Möbius, 1873, стр. 5; 1886, стр. 6). Такие взгляды отличают их, с одной стороны, от «укрупнителей» додарвиновского периода, к которым они стоят наиболее близко в отношении объема принимаемых видов, но для которых виды реальны и неизменны, с другой же стороны, от «дробителей»-эволюционистов типа Кернера, Веттштейна, Комарова, по представлениям которых виды также имеют реальное, хотя и временное существование. Во втором случае, однако, мы имеем дело с кажущимся расхождением, ибо совершенно ясно, что, становясь на позиции «укрупнительства», систематик может произвольно придавать виду то больший, то меньший объем: ведь и для «дробителя» (напр. школы Комарова) делаются подчас произвольными и условными (в смысле объема) такие категории, как «серия», «stirps» или «сборный вид». В свою очередь, для вдумчивого «укрупнителя»-эволюциониста становится очевидной главенствующая роль низшей из принимаемых им категорий — напр. разновидности или подразновидности, если только он доходит до них в своем анализе и если они у него действительно являются систематическими категориями, а не фикцией; недаром, напр., Мальцев писал, что основною («исходною объективною»)

таксономическою единицею является, по его мнению, подразновидность (sic!) (Мальцев, 1930, стр. 204).

Таким образом мы приходим к выводу, что систематик может стоять на позициях дарвиновского представления — «традиционного», по выражению Дю Рие (Du Rietz, 1930), — о дивергентной эволюции независимо от того, является ли он внешне «дробителем» или «укрупнителем». На этих позициях он в большинстве случаев и стоит или, если речь идет о буржуазных странах, обычно стоял до сравнительно недавнего времени. Представление о дивергентной эволюции лежит, напр., как это уже было отмечено, в основе географическо-морфологического метода и проводимого творцом его Веттштейном различия между «видами первого порядка» (доледникового, по мнению Веттштейна, возраста) и «видами второго порядка» (послеледникового возраста). Один из наиболее ярких представителей школы Веттштейна — Фирхаппер (Vierhapper, 1919) — сделал любопытнейшую и принципиально, на наш взгляд, крайне важную попытку подобрать ряд примеров различной степени дивергенции (преимущественно для голосеменных), приводя случаи «викаризма» для различных таксономических категорий (семейств, подсемейств, триб, подтриб, родов, секций). Весьма показательно, что В. Л. Комаров в свое время отмечал, что он не знает возражений против учения о дивергенции (Комаров, 1909). Такие возражения, конечно, были, но лишь сравнительно редко (по крайней мере, до последнего времени) они раздавались из лагеря систематиков. Это и неудивительно: все учение о дивергенции построено Дарвином на основе фактов, установленных так называемой «естественной систематикой», и в значительной степени предложено для объяснения констатируемой систематиками (по Дарвину, действительно существующей и в природе) иерархии таксономических категорий. С учением о дивергентной эволюции прекрасно увязываются повседневно наблюдаемые систематиками факты, и обходиться без этого учения систематику чрезвычайно трудно.

Однако совершенно ошибочно было бы думать, что все систематики после Дарвина стояли в вопросе о виде на дарвиновских позициях. Систематика знает целый ряд антидарвиновских выступлений, касающихся интересующей нас проблемы. Если их вначале было сравнительно мало и если большинство современных Дарвину систематиков в общем с удовлетворением, а нередко даже с восторгом приняло его учение, как нельзя лучше разрешавшее ряд противоречий и затруднений, с которыми систематикам постоянно приходилось сталкиваться, то в позднейшее время, по крайней мере в буржуазных странах, в систематике начинают преобладать представления, не только не имеющие ничего общего с дарвинизмом, но нередко и вообще антиэволюционные в большей или меньшей степени. Здесь мы, конечно, имеем возможность указать лишь на важнейших систематиков (и ботанико-географов), высказавшихся против дарвиновских представлений о виде. Их удобно разбить на две группы. Одни из них, выступившие непосредственно после выхода в свет основного сочинения Дарвина, являлись креационистами и защитниками догмы о постоянстве видов в самом неприкрашенном виде. Оставляя в стороне тех из них, которые, как, напр., Буасье (Boissier, 1867), ничего нового при этом не прибавили к воззрениям, господствовавшим до Дарвина, укажем здесь главным образом на пресловутое выступление Жордана (A. Jordan, 1873). Жордан был религиозным человеком, непосредственно связанным с клерикальными кругами; он рекомендовал исследователям брать в своих работах «в качестве проводника философию (читай: метафизику. *С. Ю.*) и в качестве компаса теологию». Вкратце напомним, в чем состоит сущность его взглядов. Будучи одним из первых систематиков-экспериментаторов, Жордан нашел своеобразный выход из того тупика, в который уперлась додарвиновская систематика и о котором речь шла выше. По мнению Жордана, так называемые «линнеевские» виды суть чисто условные представления; каждый из них состоит из множества элементарных единиц, которые и являются настоящими видами и которые абсолютно константны и неизменны. Эти виды растут обычно помногу вместе и обнаруживают в своем распространении массовое скопление в определенных центрах, становясь все менее и менее многочисленными по направлению к периферии

«линнеевского» вида. Константность своих видов, за которыми в настоящее время, с легкой руки Лотси (Lotsy, 1925b), закрепилось название «жорданонов», Жордан доказал экспериментальным путем. К сожалению, он экспериментировал лишь с немногими объектами — главным образом с формами рода *Erophila*, являющимися, как известно, самоопылителями; изредка возникавшие между ними гибридные формы Жордан совершенно игнорировал, повидимому сознательно. Как известно, учение Жордана было вскоре доведено до абсурда его учениками и последователями — Фурро (Fourreau) и в особенности Гандоже (Gandoger, 1883—1891), причем последний его окончательно дискредитировал (исходя из чисто теоретических соображений в духе учения Жордана, Гандоже снабдил особым видовым названием каждый гербарный образец своего обширного гербария, опубликовав эти названия в своей описной «Flora Europae»; сам Жордан, бывший превосходным флористом, на практике ничего похожего не делал, и весьма значительная часть установленных им видов признается за таковые и сейчас). Особенно большого значения выступление Жордана в систематике (если не говорить о так называемой «аналитической систематике», к которой мы еще вернемся) не имело, встретив в свое время со стороны ряда крупнейших систематиков резкий отпор. Брикэ (Briquet, 1899), правда, пытался наметить связь с жорданистами ряда последующих систематиков-дробителей, именуемых им «неожорданистами», в частности уже упоминавшихся Керкера и Вейштейна, но эта связь была чисто кажущейся. Оба названные автора далеки были от мысли дробить каждый «линнеевский» вид; единицы, признававшиеся ими за виды, были неравноценными, представляясь то крупными, то мелкими в зависимости от своего различного возраста; с другой стороны, им была чужда идея о совместном произрастании множества близких видов. Гораздо ближе к Жордану стояли некоторые другие из причислявшихся Брикэ к «неожорданистам» систематиков, в частности Бузер (Buser), но об этом мы скажем несколько дальше.

Вторая волна антидарвиновских высказываний о виде стала подниматься значительно позже — уже к концу прошлого столетия; любопытно, что некоторые авторы, зарекомендовавшие себя вначале в качестве горячих сторонников и последователей Дарвина, к концу своей деятельности резко меняют фронт, становясь иногда даже застрельщиками вновь поднимающего голову антидарвинизма. В длинном ряду антидарвиновских выступлений, вначале довольно пестрых, в новейшее время, однако, находящих, повидимому, совершенно определенную общую линию, мы снова видим возврат к метафизическим и идеалистическим представлениям в вопросе о виде, но уже далеко не в такой откровенной и наивной форме, как у Жордана и жорданистов. Достаточно сказать, что в большинстве случаев (хотя не всегда) мы здесь имеем авторов, по крайней мере внешне стоящих на почве эволюционизма, а в некоторых случаях даже частично принимающих отдельные положения, выставленные Дарвином.

Необходимые предпосылки для той наметившейся в настоящее время общей линии антидарвиновских представлений о виде, о которой было упомянуто, были даны двумя различными учениями: кернеровской «теорией смешения» (Vermischungstheorie) (Kerner, 1891, 1898) и теорией гетерогенезиса, впервые выдвинутой Коржинским (1899a, b, c).

Говоря об учении Кернера, необходимо подчеркнуть, что в нем следует различать две части: предпосылки к «теории смешения», в виде ряда положений, основанных на обильном и весьма интересном фактическом материале, свидетельствующем о возможности возникновения новых видов из гибридов, и самую теорию, представляющую широкое обобщение, сделанное на основании этого материала. Изучение такого рода, как *Salix*, рано привело Кернера к выводу о неправильности утверждения, будто бы помеси между видами бесплодны: в этом отношении резкой границы между расами (мелкими видами) и видами нет. Поэтому уничтожается и различие между помесью и ублюдком: учение, признающее способность давать плодовитое потомство лишь за помесями рас, — несостоятельно. В растительном царстве помеси встречаются чрезвычайно часто; по подсчету Кернера, за 50 лет, предшествовавших появлению его цитируемого сочи-

нения, сделалось известным свыше 1000 дикорастущих помесей. Далеко не все они, однако, становятся видами: существует ряд условий, вне которых это вообще невозможно. Во-первых, помесь должна быть фертильной; во-вторых, для всех растений с однополыми, мнимо-обополыми и т. п. цветами нужно, чтобы помесь появилась сразу во многих особях, несущих одни мужские, другие женские цветки; наконец, в-третьих, помесь должна выдержать борьбу с туземными видами, в особенности же с родительскими формами: она должна быть лучше приспособлена к условиям существования, чем туземные виды, или же место, заселяемое возникающим в результате гибридизации видом, должно быть удалено от места произрастания родительских форм. Все эти положения хорошо обоснованы Кернером (Кернер, 1900, стр. 540—555).

Что же касается самой теории смешения, то сущность ее сводится к следующему. По мнению Кернера, в природе чуть ли не всегда существовали многочисленные и разнообразные растительные формы, о чем свидетельствуют данные палеонтологии. Нет никакой надобности в допущении эволюции: на самом деле имеет место лишь преобразование, перечеканка издавна существовавших в прошлом форм. Преобразование это выполняется таким образом, что «зачатки новых видов возникают вследствие смешения уже существовавших»; вновь возникающие, лучше соответствующие новым изменившимся условиям формы, заступают места вымерших родителей; к этому, в сущности, и сводится роль естественного отбора. Значение совершающихся таким путем преобразований состоит в том, что избегается существование незанятых пространств, возникших благодаря вымиранию. Все растения как низшие, так и высшие выполняют какую-то задачу в мире растений, представляющем собою одно органическое целое. «Превращение мха в папоротник, — пишет Кернер, — папоротника в хвойное, злаков в гвоздику, которое принимается эволюционной теорией, было бы для общей совокупности растительного мира вредным явлением» (стр. 561 и 562).

Теория смешения представляет собою совершенно произвольное и явно несостоятельное обобщение, сделанное на основании некоторого количества фактов, может быть даже верно подмеченных и объясненных. Вполне очевиден метафизический и реакционный ее характер; в известном смысле она знаменует как бы поворот назад к Линнею. В своей общей форме теория эта нашла лишь весьма немногочисленных приверженцев среди систематиков. У нас в СССР близких к Кернеру взглядов придерживается, повидимому, М. Г. Попов (1926—1929). Частично же, в виде допущения возможности происхождения новых видов в результате гибридизационных процессов, теория эта принимается весьма многими систематиками, имеющими дело с высшими растениями; при этом гибридизация, конечно, ни в коем случае не считается ими исключающей действие естественного отбора, являясь лишь одним из источников изменчивости, на базе которой, в процессе отбора, и возникает новый вид. Нам лично особенно импонирует развитое Кернером учение о районах, в которых идет образование новых видов путем гибридизации. Приведем дословно соответствующие цитаты из «Жизни растений». «Громадное число помесей найдено не там, где оба вида родича растут друг подле друга одинаково обильно, но там, где один из них, вследствие неблагоприятных условий, встречается скудно и находит границу своего распространения» (стр. 552). «Местности, в которых соприкасаются границы распространения многих видов, являются средоточием бесчисленных помесей» (пример: пограничная область балтийской и понтической флоры, нижняя граница альпийской флоры). «В этих пограничных областях находят отдельные помеси всегда в большем количестве особей». «С этим связан тот факт, что иногда вблизи помесей, превратившихся в виды, один из видов родичей вовсе не находится или даже вымер» (стр. 552). При передвижении растений может случиться, что помесь продвигается вперед или отстает от родителей (стр. 553—554). Поэтому «виды, на которые можно смотреть с точки зрения их признаков, как на помесь, населяют иногда область, отделенную и часто далеко отстоящую от области распространения их родителей» (стр. 555). Pro domo sua отметим, что в 1925 г. нами было предложено для подмеченного Кернером явления, о кото-

ром идет речь в приведенных цитатах, название «периферического гибридогенеза» (Юзепчук, 1925).

В связи с теорией Кернера следует упомянуть еще об одном явлении, которое было нами недавно названо явлением «грегаризма» (Юзепчук, 1936). Оно имеет, с другой стороны, самое тесное отношение к подмеченному Жорданом факту совместного произрастания множества элементарных, родственных друг другу, систематических единиц. Факт этот, как показывает изучение некоторых групп растений, действительно имеет место в природе, наблюдаясь, однако, сравнительно редко и, что весьма любопытно, лишь в родах, где преобладают автогамия или, в особенности, апогамия. Начало рационального изучения апогамных видов было, как известно, положено Бузером, о котором уже упоминалось. В виду того, что явление апогамии связывается нередко с гибридизационными процессами [Эрнст (Ernst, 1918)], естественно видеть во всем явлении грегаризма особый тип видообразования, который можно поставить в известном смысле рядом с явлением «периферического» гибридогенеза, с тем, однако, отличием между ними, что в последнем случае условием возникновения нового вида является обычно пространственная изоляция (как и при возникновении замещающих видов), в первом же случае — изоляция физиологическая. Процесс образования гибридогенных «периферических» и «грегарных» видов является до некоторой степени антагонистичным нормальному ходу дивергентной эволюции путем образования викарных видов, а в случае грегарных видов может даже совершенно его затушевывать; преувеличивать его значение, в связи со сравнительной редкостью этих явлений, однако, отнюдь не следует. Допущение же в ряде частных случаев известной роли гибридизации в процессе видообразования, конечно, ни в каком противоречии с учением Дарвина не стоит. Как известно, Дарвин сам принимал, что многие виды культурных растений и домашних животных произошли путем скрещивания (Darwin, 1859, 1890). С другой стороны, Дарвин допускал возможность происхождения нового вида от одной особи для организмов, размножающихся без оплодотворения (1937, стр. 455); а такими как раз и являются апогамные виды.

В 1899 г. Коржинским была опубликована работа, содержавшая изложение его теории «гетерогенезиса» (или инорождения) (Коржинский, 1899a, b, c). Согласно этой теории, органическому миру присуща особая тенденция прогресса, ведущая его к совершенствованию (Коржинский, 1899a, стр. 264). По Коржинскому, «никогда не наблюдалось накопления индивидуальных признаков и ни одна новая разновидность не была получена подбором их» (стр. 261). Новые виды возникают в результате внезапного появления в потомстве какого-либо вида резко уклоняющихся форм, что, в свою очередь, является результатом определенной изменчивости организмов, присущей им как внутреннее основное их свойство (стр. 262). Заняв соответствующие ареалы, такие формы и образуют новый вид. «Раз сформировавшись, виды остаются неизменными, но временами отщепляют от себя новые формы путем инорождения (гетерогенезиса)» (стр. 263). Теория Коржинского в основном совпадает с мутационной теорией, развитой 1—2 годами позже Гуго де Фризом (Hugo de Vries), работы которого (1900, 1901—1903) настолько общеизвестны, что содержания их мы здесь не будем касаться. Несмотря на метафизический характер обеих этих теорий и свойственное им допущение развития путем автогенеза, они имеют все же некоторое преимущество по сравнению с кернеровской теорией смешения в том отношении, что не отрицают идеи эволюции органического мира.

Как теория смешения, так и теория Коржинского-де Фриза имеют в отношении вопроса о виде ту общую черту, что, согласно обоим этим учениям, виды, вопреки теории Дарвина, возникают сразу, не проходя стадии разновидности и не совершенствуясь затем постепенно, но оставаясь неизменными или лишь мало изменяясь вплоть до возникновения нового вида на их основе. Эту черту их важно отметить в особенности потому, что она делает понятной возможность появления нового представления о виде и об эволюции вообще, широко распространяющегося за последнее время в западноевропейской лите-

ратуре, а отчасти перекинувшегося и к нам. Несмотря на то, что оно у различных авторов выглядит несколько различным образом, имея ряд вариантов, относящиеся сюда воззрения легко объединяются в одну группу. По существу, они являются полною противоположностью учению Дарвина, что, может быть, не всегда сознается авторами, их разделяющими. Согласно этим воззрениям, весь ход эволюции оказывается протекающим как бы в обратном направлении: он не связан с появлением каких-либо новых черт и постепенным усилением возникающих отличий, но представляет собою последовательный распад исходного полиморфного типа, уже с самого начала заключавшего в себе все возможности дальнейшей эволюции, на все более и более ограниченные в своих возможностях формы, отнюдь не представляющие собою начала новых линий развития, ни даже просто какого-либо новообразования, но являющиеся рядом последовательных этапов, направленных к постепенному затуханию формообразовательных процессов. Для авторов, придерживающихся подобных воззрений, характерным является признание крупных, так называемых линнеевских видов, или «линнеонов» по терминологии Лотси, в качестве основной систематической единицы, причем возникшие в результате их распада формы принимаются за подчиненные им единицы меньшего таксономического значения. Если же последним единицам и придается самостоятельное видовое (или даже родовое) значение, то возникновение их рассматривается как идущее до конца обособление в каком-то виде уже существовавших форм в результате их изоляции; последняя признается, таким образом, непосредственным фактором видообразования, а не только непременным его условием. Что же касается вопроса о происхождении самого «линнеона» или вообще исходного полиморфного типа, то он авторами подобных взглядов или не ставится вовсе или же разрешается в духе теории гибридогенезиса или мутационной теории; как в том, так и в другом случаях «линнеон» возникает сразу как таковой, не проходя стадии дарвиновской «разновидности». При этом возникновение с самого начала полиморфного «линнеона» рисуется обычно происходящим в определенном центре; расселяясь из этого центра, «линнеон» и претерпевает процесс «дифференциации» или распада на отдельные его части.

Повидимому, впервые с изложением подобных или сходных взглядов выступил ботанико-географ Геппи (Guppy), развивший в 1906 г. свою «теорию дифференциации». В 1907 г. сходные с Геппи взгляды были высказаны, независимо от него, Уиллисом (Willis, 1907). Впоследствии Уиллис следующим образом формулировал сущность основных противоречий между этой теорией и теорией дивергентной эволюции: «Наиболее важным из них (т. е. изменений в наших взглядах. *С. Ю.*) является новый взгляд на эволюцию, впервые предложенный Геппи в 1906 и нами в следующем году, что эволюция не идет от индивида к разновидности, от разновидности к виду, от вида к роду и от рода к семейству, но, наоборот, крупные семейства и роды появляются в очень ранний период и последовательно распадаются на другие роды и виды» (Willis, 1922, стр. 221). У нас сходные с теорией дифференциации взгляды развивал в свое время Талиев; последний склонен был рассматривать процесс видообразования в значительной степени как результат расщепления более сложных морфофизиологических комбинаций на более простые; по его мнению, «родоначальные организмы, из которых в таковом, напр., цветковые, уже были весьма сложными и содержали в себе, в сущности говоря, возможности решительно всех морфофизиологических процессов, из которых слагается разнообразие существующего мира цветковых. Эволюция последних есть лишь бесконечно меняющиеся варианты данного уже раньше. Последовательные систематические единицы есть продукт все глубже и глубже идущего расщепления. Конечные ветви этого процесса — «элементарные виды» — почти уже не могут расщепляться дальше, по крайней мере в данных условиях, и отличаются в связи с этим большой устойчивостью. Но, вместе с тем, они представляют собой не зачатки новых видов, а лишь потухшие очаги деятельного видообразовательного процесса» (Талиев, 1915, стр. 259). В западноевропейской литературе сторонником теории дифференциации выказал себя не так давно Дю Риэ, цитирующий в качестве своих единомышленников еще длин-

ный ряд авторов, по большей части [за исключением Каяндера (Cajander, 1916)], однако, не систематиков и не ботаников-географов, но генетиков или представителей так называемой «экспериментальной систематики» [Лотси (Lotsy, 1916); Гериберт Нильсон (Heribert Nilsson, 1918); Хагедорн (Hagedoorn, 1921); Тюрессон (Turesson, 1922—1929); Дансер (Danser, 1929); Баур (Baur, 1930)].

В связи с последним обстоятельством надо сказать, что мы до сих пор умышленно не касались характеристики воззрений в вопросе о виде представителей экспериментально-генетического направления, стараясь останавливаться преимущественно на работах систематиков и ботанико-географов. Учение о виде вообще впервые возникло в систематике, систематиками же преимущественно и разрабатывалось. За последнее время проблема вида стала, однако, самым деятельным образом ставиться в ортодоксальной генетике и в смежных с нею молодых дисциплинах, базирующихся в своих построениях исключительно на данных эксперимента. Позволим себе напоследок сказать несколько слов относительно господствующих у генетиков и близких к ним авторов представлений о виде.

Генетики явно стремятся итти к разрешению данной проблемы своими путями, не считаясь или мало считаясь с работами систематиков; вследствие своеобразного характера всего этого направления они приходят в разбираемом вопросе по большей части к результатам, коренным образом расходящимся со взглядами систематиков (по крайней мере, систематиков-дарвинистов) или в лучшем случае представляющим для последних уже пройденный этап. Как известно, корни всего экспериментально-генетического направления восходят к работам Менделя (Mendel, 1865), а отчасти и Жордана (A. Jordan, 1873). Первый из них был в сущности чужд учению Дарвина, второй являлся откровенным антиэволюционистом. Кроме того, сознательный отказ большинства генетиков от методики исследований, не связанной с экспериментом, из страха перед «спекуляциями», также отражается на их работах в отрицательном смысле. Наблюдать эволюцию и видообразование, понятое как исторический процесс, в условиях эксперимента, конечно, невозможно. Неудивительно поэтому, что генетики снова пришли в результате своих работ к статическим, в сущности додарвиновским, представлениям о виде. Вид они рассматривают обычно только как «сферу комбинаций», «перекрещенную общину», «популяцию» и т. п., главный критерий для объединения или разъединения различных форм видя в возможности или невозможности получения гибридов между ними. Необходимость выяснения филогенетических отношений между таксономическими единицами генетики склонны отрицать, отводя систематике, как науке, чисто служебную роль; больше того, генетики, если и не являются всегда глашатаями непримиримого антиэволюционизма, то, в лучшем случае, для них характерным бывает то отношение к эволюции, которое Уиллис метко назвал «агрессивным агностицизмом» (Willis, 1923). При таком положении дел становится совершенно естественным, что, за немногими исключениями, генетики относятся резко отрицательно к учению Дарвина в целом, а в частности, и к его представлениям о виде. Любопытно отметить, что в недавно вышедшей сводке по вопросу о виде Кэно (Cuénot, 1936), приводя обширный список литературы, заключающий в себе 383 названия, счел возможным не привести в нем ни одного из сочинений Дарвина (самое имя Дарвина упоминается в этой книге чуть ли не один лишь раз, притом в исторической части сочинения, стр. 25). Наоборот, все те антидарвинистские течения, наблюдавшиеся в систематике, о которых шла речь выше и которые представлялись здесь скорее как бы боковыми путями, в генетике расцветают пышным цветом и ложатся в основу всех господствующих представлений о виде. Это касается как жорданизма, так и теории смешения, не говоря уже о теории дифференциации, разработка которой идет, как это было отмечено, одновременно в обоих лагерях. Надо, впрочем, сказать, что генетики пришли к каждому из этих учений в значительной степени самостоятельным путем и каждое из них приобретает здесь особую специфику. Как правило, генетики — подлинные жорданисты [ср. об этом Драммонд (Drummond, 1927)]; вид систематиков очень часто считается ими не существующим реально; реальны лишь «биотипы», с одной стороны, и отно-

сительно неизменные «наследственные зачатки» или «гены» — с другой. Идея «видообразования без эволюции», путем гибридизации, как известно, имеет среди генстиков множество приверженцев и нашла свое наиболее яркое выражение в работах Лотси (Lotsy, 1912—1925a). Наконец, те из генстиков, которые принимают «линнеевский» вид в качестве основной единицы исследования, обычно придерживаются взглядов, сходных с теорией дифференциации. Не говоря уже о взглядах того же Лотси, здесь особо приходится отметить имевшие большой успех и в СССР работы Тюрессона (Turesson, 1922—1926). По мнению Тюрессона, «линнеон» состоит из множества биотипов, расселяющихся из какого-то первоначального центра, остающихся в различных местообитаниях в виде различных их наборов, наиболее этому местообитанию соответствующих и образующих так называемые «экотипы». У нас сходные взгляды высказывал, как известно, Н. И. Вавилов, разработавший, между прочим, особый «дифференциально-географический метод» систематики, стоящий к методу Веттштейна в таком же отношении, в каком теория дифференциации стоит к теории дивергентной эволюции (Вавилов, 1926, стр. 16—21); по представлению Вавилова, каждый «линнеон» имеет свой «центр многообразия» наследственных признаков, который и является центром его происхождения и расселения. Нельзя также не отметить сходства подобных взглядов с уже изложенными представлениями Жордана.

Вообще же говоря, «линнеон» принимается этими авторами обычно как нечто изначально данное, — вопроса о его происхождении они не считают даже возможным (или нужным) касаться; эволюция «линнеона» сводится, в согласии с теорией дифференциации, к распаду на подчиненные единицы, последовательно обедняющиеся в отношении генотипического состава (редукция полиморфизма). Таким образом, вопреки Дарвину, «вид» никогда не был разновидностью; «разновидность» не имеет тенденции стать видом, не представляет ничего нового по сравнению с произведшим ее «линнеоном» (так как признаки разновидности с самого начала в нем содержались) и составляет его неотъемлемую часть.

Совершенно понятным делается возникшее в результате таких взглядов представление о виде, как о «системе», развитое Н. И. Вавиловым (Вавилов, 1931). С внешней стороны это представление сильно напоминает то, которое характерно для систематиков «укрупнителей» последарвиновского периода; различие между ними, однако, в том, что там речь идет о системе дробных таксономических единиц, здесь же, в сущности, о системе признаков. Работы тех из систематиков, которые считают нужным, помимо действительных таксономических единиц, классифицировать также и формы индивидуального значения, как это делается, напр., в «Synopsis» Ашерсона и Гребнера (Ascherson und Graebner, 1896—1935), дают незаметный переход между обеими направлениями. Здесь уместно сказать, что «укрупнительство», подобное практикуемому названными авторами, сопряженное с построением в пределах вида целых иерархических лестниц подчиненных друг другу форм, или другими словами то, что Ридберг назвал «german fashion of classifying» (Rydberg, 1924), вообще говоря наилучшим образом гармонирует с представлениями об эволюции, выдержанными в духе теории дифференциации; наоборот, строгое и последовательное проведение бинарной номенклатуры для видов различного возраста, в том числе и самых молодых, с нею весьма трудно согласовать. Это обстоятельство и имелось нами, главным образом, в виду, когда мы говорили о возможности принципиальных возражений против употребления полиноминалов. Н. И. Вавилов является, как известно, главою целой школы исследователей, разрабатывающих систематику культурных растений; даже чисто внешнее сравнение совершенно иной трактовки низших таксономических единиц в работах ее представителей и представителей школы В. Л. Комарова крайне любопытно и поучительно (ср., напр., Вавилов, 1935, 1937).

Нам кажется, что имевшая недавно место на страницах советской печати полемика между Флаксбергером (1935) и С. А. Невским (1935) по поводу обработки пшениц во «Флоре СССР», принявшая, к сожалению, характер мелочных придирок, в значительной степени касавшихся вопросов номенклатуры, на самом деле имела гораздо более серьезную подкладку глубоко принципиального свойства.

Систематики иногда увлекаются работами генетиков, и в их работах то и дело проскальзывают теоретические высказывания, заимствованные у последних. Не будем уже говорить о пропагандируемой у нас М. А. Розановой «аналитической» систематике; на деле последняя к систематике, конечно, прямого отношения не имеет, так как не ставит себе ни одной из обеих больших задач, разрешаемых современной систематикой, — не занимаясь ни вопросами классификации таксономических единиц, ни тем более выяснением их филогении [нельзя же всерьез считать, вместе с М. А. Розановой (Розанова, 1930, стр. 123), попытками классификации объединение различных растительных форм в совершенно искусственные группы на основании большей или меньшей степени легкости, с какой идет скрещивание этих форм между собою (вроде «coenospecies» Тюрессона и т. д.)]. Отметим здесь лишь в качестве примера позицию, занятую уже цитированным Дю Рие (Du Rietz, 1930), а также Ламом (Lam, 1938). Однако со стороны систематика-дарвиниста взгляды, развиваемые в работах генетиков и подобные только что охарактеризованным, не могут не встречать отрицательного отношения к себе. До конца осмысливая эти взгляды, в настоящее время уже вылившиеся в весьма стройное, внешне нередко весьма подкупающее целое, мы неизбежно приходим к выводу, что в основе их лежит или сознательное замалчивание, а подчас даже и полное отрицание существования в природе процессов эволюции в подлинном значении последнего слова, или в лучшем случае необходимость привлечения для их объяснения каких-то неизвестных внутренних причин, подобно тому, как это было сделано, напр., Бергом (Берг, 1922). С учением Дарвина подобные взгляды, конечно, никакого сравнения выдержать не могут. Даже генетик Баур в свое время вынужден был признать, что на дарвиновскую теорию отбора можно смотреть как на единственную серьезную попытку объяснить эволюцию (Baur, 1922). К этому можно прибавить, что и дарвиновская концепция вида, составляющая неотъемлемую часть всей его теории, является единственной, до конца остающейся на позициях последовательного эволюционизма и материализма. Отвергая ее, исследователь, как правило, скатывается в той или иной мере к метафизическим и автогенетическим представлениям.

ЛИТЕРАТУРА

Almquist Ernst. Linnés Vererbungsforschungen. Engler's Bot. Jahrb., 55, Leipzig, 1917, pp. 1—18. — Ascherson P. u. Graebner P. Synopsis der mitteleuropaeischen Flora. Leipzig, Bd. I—VII, 1896—1935. — Baur Erwin. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 5 u. 6 Aufl., Berlin, 1922; 7—11 Aufl., Berlin, 1930. — Bellevalia P. Richer de. Odontologia seu nomenclatura stirpium quae in horto regio Monspeliensi recens constructo coluntur. Monspelii, 1598. — Belli S. Observations critiques sur la réalité des espèces en nature au point de vue de la systématique de végétaux. Turin, 1901. — Бер г Л. С. Номогенез или эволюция на основе закономерностей. Тр. Геогр. инст., т. I, 1922, VIII + 306 стр. — Bergeret J. P. Phytonomotechnie universelle, vol. III, Paris, 1783—1784. — Boissier E. Flora orientalis etc. Vol. I, Basileae, 1867. — Briquet J. Observations critiques sur les conceptions actuelles de l'espèce végétale (in: Burnat. Flore des Alpes maritimes. III, 1, 1899, Part. 5, vol. XXXVI). — Buch L. v. Physikalische Beschreibung der Kanarischen Inseln. Berlin, 1825. — Cajander A. K. Einige Bemerkungen über die Entstehung der Arten, insbesondere innerhalb der Gruppe der Hordgewächse. Acta Forestalia Fennica, 21, Helsingfors, 1921. — Cuénot L. L'espèce. Paris, 1936. — Danser B. H. Ueber die Niederländisch-Indischen Stachyurpheta Arten und ihre Bastarde, nebst Betrachtungen über die Begrenzung der Arten im allgemeinen. Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg, 40, 1929. — Danser B. H. Ueber die Begriffe Komparium, Kommiskuum und Konvivium und über die Entstehungsweise der Konvivien. Genetica, 11, S'-Gravenhage, 1929. — Darwin Ch. Robert. Journal of researches into the natural history and geology of the countries visited during the voyages of H. M. S. Beagle round the world. London, 1845. — Darwin Ch. On the Origin of species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. London, 1859; Fifth edition with additions and corrections, ibid., 1869. Русский перевод: Дарвин Ч. Происхождение видов. Сельхозгиз, М.—Л., 1937. — Darwin Ch. Life and Letters. Ed. by F. Darwin, London, 1888. — Darwin Ch. Animals and Plants under Domestication. 2-nd ed., London, 1880. — De Candolle A.-P. Théorie élémentaire de la Botanique etc. Seconde Edition, Paris, 1819. — De Vries H. Variabilité et mutabilité. Congr. Intern. de bot. à l'expos. universelle. 1900, Paris, pp. 1—10. — De Vries H. Die Mutationstheorie. Versuche und Beobachtungen über die Entstehung von Arten im Pflanzenreich.

Bd. I—II, Leipzig, 1901—1903. — De Vries H. Die Mutationen und die Mutationsperioden bei der Entstehung der Arten. Leipzig, 1901, 64 p. — Drummond M. Some reflections on the nature of species. Trans. and Proc. Bot. Soc., Edinburgh, Part 4, 24, 1927. — Duchesne M. (fils). Historie naturelle des fraisiers. Paris, 1766. — Du Rietz G. Einar. The Fundamental Units of Biological Taxonomy. Svensk. Bot. Tidskr., Bd. 24, H. 3, pp. 333—428. — Ernst Alfred. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Mit 172 Abbild. im Text u. 2 Tafeln, Jena, 1918.— Флаксберрер К. Triticum L. p. p. (Пшеница). Флора СССР (реферат). Тр. по прикл. бот., ген. и сел., сер. 13, № 6, 1935, стр. 5—11. — Gandoger Mich. Flora Europae terrarumque adjacentium. T. I—XXVII, Parisiis, 1883—1891. — Geoffroy St.-Hilaire E. Études progressives d'un naturaliste. — Geoffroy St.-Hilaire E. Mémoire sur les rapports naturels des Makis. — Gulick J. F. Diversity of Evolution under One set of External Conditions. Journ. Linn. Soc. Zool., 11, London, 1872. — Gulick J. F. Divergent Evolution through cumulative segregation. Ibid., 20, 1887. — Gulick J. F. Divergent Evolution and the Darwinian theory. Amer. Journ. of Science, 1890.— Gulick J. F. Evolution, Racial and Habitudinal. Carnegie Inst. of Washington. Publ., 25, Washington, 1905. — Guppy H. B. Observations of a Naturalist in the Pacific between 1896 and 1899. II-Plant Dispersal, London, 1906. — Hagedoorn A. L. a. Hagedoorn-Vorsthenvel La Brand A. C. The Relative Value of the Processes Causing Evolution. The Hague, 1921. — Heribert Nilsson N. Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung Salix. Lunds Universitets Årskrift N. F. Avd. 2, 14, № 2, 28 Lund (Gleerup), 1918. — Jordan Alexis. Remarques sur le fait de l'existence en société à l'état sauvage des espèces végétales affines et sur d'autres faits relatifs à la question de l'espèce. Lyon, 1873, 23 pag. — Jordan A. et Fourreau J. Breviarium plantarum novarum sive specierum in horto plerumque cultura recognitarum descriptio contracta ulteriusque ampliandi. Fasc. 1, Parisiis, 1866. — Jordan D. S. The Origin of species through Isolation. Science, 22, New York, 1905. — Jordan D. S. Isolation with segregation as a factor in organic evolution. Smithsonian Report for 1925, pp. 321—326 (Publication 2849, Washington, 1926.) — Юзепчук С. В. Материал для изучения ежевик Кавказа. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т. 14, вып. 3, 1925. — Юзепчук С. В. Новые данные по систематике средне-азиатских видов рода *Cousinia* Cass. Тр. Бот. инст. Акад. Наук СССР, серия I, вып. 3, 1936, стр. 293—325. — Kerner A. Gute und schlechte Arten. Oesterr. Bot. Zeitschr., 1865. — Kerner A. Die Abhängigkeit der Pflanzengestalt von Klima und Boden. Mit 1 Karte und 1 Stammbaum. Innsbruck., 1869, 4°, 48 p. — Kerner A. Können aus Bastarden Arten werden? Oesterr. Bot. Zeitschr., 21, Wien, 1871. — Kerner A. Schedae ad floram exsiccatam Austro-Hungaricam. Vindobonae, 1881 (4), 136 (3) p. — Kerner A. Pflanzenleben. II Bd. Die Geschichte der Pflanzen. Leipzig und Wien, 1891. Ed. 2, 1898.—Русский перевод: Кернер А. Жизнь растений, II т. Истории растений. СПб., 1900. — Kölreuter J. G. Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen. Leipzig, 1761. — Комаров В. Л. Флора Маньчжурии, т. I. Тр. СПб. Бот. сада, XX, 1901, стр. 1—559. — Комаров В. Л. Введение к флорам Монголии и Китая. Там же, XXIX, вып. I—II, 1908—1909, стр. 1—388, табл. I—XX. — Комаров В. Л. (главн. ред.). Флора СССР, т. I—IX. Лгр. 1934—1939. — Коржинский С. И. Гетерогенезис и эволюция. Предварительное сообщение. Изв. СПб. Акад. Наук, X, № 3, 1899 (a), стр. 255—268. — Korshinsky S. Heterogenesis und Evolution Naturwissensch. Wochenschr. 1899 (b), № 24, SS. 273—278. — Коржинский С. И. Гетерогенезис и эволюция. К теории происхождения видов. I. Зап. СПб. Акад. Наук. Физ.-мат. отд., IX, № 2, 1899 (c), стр. 1—94. — Козо-Полянский В. Введение в филогенетическую систематику высших растений. Воронеж, 1922. — Lam H. J. Studies in Phylogeny. I. On the relation of Taxonomy, Phylogeny and Biogeography. Blumea, vol. III, № 1, 1938, pp. 114—125. — Lamarck J. de. Philosophie zoologique. Paris, 1809. Русский перевод: Ламарк. Философия зоологии. М., 1911. — Linnaeus C. Philosophia botanica. Stokholmiae, 1751. — Linnaeus C. Species plantarum etc. Editio secunda aucta. Holmiae, 1762 et 1763, vol. 2. — Linnaeus C. Fundamentum fructificationis. Dissertatio. Upsala, 1762 (Respondens J. M. Gräberg.) — Linnaeus C. Metamorphoses plantarum. Dissertatio. Upsala, 1755. (Respondens N. E. Dahlberg.) — Lotsy J. Versuche über Artbastarde und Betrachtungen über die Möglichkeit einer Evolution trotz Artbeständigkeit. Zeitschr. ind. Art. u. Vererb., Lehre IV, 1912. — Lotsy J. Fortschritte unserer Anschauungen über Descendenz seit Darwin und der jetzige Standpunkt der Frage. Progr. Rei Bot., IV, 1913. —Lotsy J. P. Evolution by means of Hybridization. The Hague, 1916. — Lotsy J. P. Quintessence de la théorie du croisement. Archives néerlandaises des sciences exactes et naturelles, Sér. III, B, т. III, 1918. — Lotsy J. P. Evolution considered in the Light of Hybridization. Christchurch, N. Z., 1925 (a). — Lotsy J. P. Species or Linneon. Genetica, 7, S'-Gravenhage, 1925 (b).—Мальцев. А. И. Овсюги и овсы. Sectio Euavena Griseb. Прилож. 38-е к «Тр. по прикл. бот., ген. и сел.», III+522 стр. со 100 табл. рис. и 70 рис. в тексте, Лгр., 1930. — Marchant Jean. Mém. de l'Acad. Royale des Sciences, 1719 (цит. по Duchesne, 1766).—Maximowicz C. Sur les collections botaniques de la Mongolie et du Tibet septentrional (Tangut). Bull. du Congrès internat. de bot. et d'horticult. réuni à St. Pétersbourg le 5—15 Mai 1884, St. Pétersburg, 1885, pp. 135—196. — Mendel G. Versuche über Pflanzen-Hybriden. Verhandl. d. naturforsch. Vereins in Brünn., 4, Brünn, 1865. — Möbius K. Die Bildung und Bedeutung der Artbegriffe in der Naturgeschichte. Kiel, 1873. — Möbius K. Die Bildung, Geltung und Bezeichung der Artbegriffe und ihr Verhältnis zur Abstammungslehre. Zoolog. Jahrb., I, Jena, 1886. — Невский С. А. К вопросу о системе рода *Triticum* L. По поводу критики обработки рода *Triticum* во «Флоре СССР». Сов. бот., 1935.

№ 6, стр. 120—128. — Попов М. Г. *Phlomis Vavilovii* sp. n. и родственные ему виды. Бюлл. Ср.-Аз. Гос. унив., вып. 13, 1926, стр. 129—152; Попов М. Г. Географо-морфологический метод систематики и гибридизационные процессы в природе. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т. XVII, 1927, вып. 1, стр. 226—290. — Попов М. Г. Гибридизационные явления в природе и значение их для эволюции. Дневник Всесоюзн. съезда бот. в Ленинграде в янв. 1928 г., стр. 92—93. — Попов М. Г. Род *Cicer* и его виды. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т. 21, 1929, стр. 1—240. — Rafinesque-Schmaltz C. S. New Flora and botany of North America etc. In four parts, Philadelphia, 1836. — Ray John. Historia plantarum etc., т. I. Londini, 1685. — Rehder Alfred. The varietal categories in botanical nomenclature and their historical development. Journ. of the Arnold Arboretum, vol. VIII, 1927, pp. 56—68. — Reichenbach L. Blicke in die natürlichen Verwandschaften des Pflanzenreichs und die Entwicklung der Pflanzen überhaupt, als Basis für die Klassification des Pflanzenreichs. Flora, Jahrg.-XX, Bd. I, 1837(a), pp. 33—45, 42—63. — Reichenbach L. Ueber die Fortbildung der Gattungen durch ihre Arten. Ibid., 1837(b), pp. 213—224. — Renealmus P. (Reneaulme P. de). Specimen historiae plantarum. Parisiis, 1611. — Romanes G. Physiological selection. Journ. Linn. Soc. Zool., 19, London, 1886. — Romanes G. Darwin and after Darwin. II. Post Darwinian Questions. Isolation and Physiological selection. London, 1897. — Розанова М. А. Современные методы систематики растений. Прил. 41-е к «Тр. по прикл. бот., ген. и сел.», 1930. — Rydberg P. A. The section Tuberarium of the genus Solanum in Mexico and Central America. Bull. Torrey Bot. Club., vol. 51, 1924, pp. 145—154, 167—176. — Rydberg P. A. Scylla or Chrybdis. Proceed. of the Internat. Congr. of Plant Sciences, Ithaca, New York, 1926, vol. II, Menasha Wisc., 1929. — Шишкин Б. К. и Юзепчук, С. В. О правилах ботанической номенклатуры. Сов. бот., 1937, № 4, стр. 6—16. — Талиев В. И. Опыт исследования процесса видообразования в живой природе, часть I. Харьков, 1915. — Thellung A. Neuere Wege und Ziele der botanischen Systematik, etc. Naturwissensch. Wochenschr., 1918, № 32, 33. — Тимирязев К. А. Краткий очерк теории Дарвина. М., 1939. — Timm R. Ueber Artbegriffe. Repert. Spec. novar. regni veget. Beihefte, Bd. LXVI, 1932, pp. 20—40. — Tournefort J. P. Institutiones rei herbariae. Editio altera, III vol., Parisiis, 1700. — Tschulock S. Die Evolutionstheorie. Русский перевод: Чулок С. Д. Теория эволюции. (Учение Чарлза Дарвина.) М.—Л., 1926. — Turesson G. The genotypical Response of the plant Species to the Habitat, Hereditas, 3, Lund, 1922. — Turesson G. The Plant Species in Relation to Habitat and Climate. Hereditas, 6, 1925. — Turesson G. Die Bedeutung der Rassenökologie für die Systematik und Geographie der Pflanzen. Repert. Spec. novar. regni veget. Beihefte, 41, Berlin—Dahlem, 1926. — Turesson G. Zur Natur und Begrenzung der Arteinheiten. Hereditas, 12, 1929. — Turesson G. Genecological Units and their classificatory Value. Bot. Tidskr., Bd. 24, H. 4, 1930. — Вавилов Н. И. Центры происхождения культурных растений. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т. XVI, вып. 2, 1926(a), стр. 1—248, с 5 цв. карт., 11 рис. и табл. — Vavilov N. I. The origin of cultivated plants. Proc. of the Internat. Congr. of Plant Sciences. Ithaca, New York, 1926(b), vol. I, Menasha Wisc., 1929, pp. 167—169. — Вавилов Н. И. Линнеевский вид как система. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т. XXVI, вып. 3, 1931, стр. 109—134. — Вавилов Н. И. (главн. ред.). Культурная флора СССР. I, 1935; IV, 1937. — Vierhapper F. Ueber echten und falschen Vikarismus. Oesterr. Bot. Zeitschr., LXVIII, 1919, pp. 1—22. — Wagner Moritz. Die Darwinische Theorie in Bezug auf die geographische Verbreitung der Organismen Bayrische Akad. d. Wissensch., 1868 (a). — Wagner M. Die Darwinische Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen. Leipzig. 1868 (b). — Wagner Moritz. Die Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung. Gesammelte Aufsätze, Basel, 1889. — Wallace A. R. Darwinism. London, 1890. Русский перевод: Уоллэс А. Р. Дарвинизм. Изд. 2, доп., М., 1911. — Wettstein R. Grundzüge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik. Jena, 1898. — Wettstein R. v. Untersuchungen über den Saison-Dimorphismus im Pflanzenreiche. Wien, 1900. (Denkschrift der mathem.-naturwiss. Classe der Kais. Akad. d. Wissensch., Bd. LXX). — Wettstein R. v. Der Neo-Lamarckismus. Verhandl. d. Gesellsch. deutsch. Naturf. u. Aerzte, 1903, I. Separ.-Abdr. Leipzig, 1902, 17 pp. — Wettstein R. Handbuch der systematischen Botanik. Wien, 3 Aufl., 1924; 4 Aufl., 1933. — Willdenow C. L. Grundriss der Kräuterkunde. Ed. II, Berlin. 1738. — Willis J. G. Some Evidence against the Theory of Natural selection of Infinitesimal Variations. Ann. R. Bot. Gard. Peradenyia, 4, Peradenyia, 1907. — Willis J. G. Age and Area. A study in geographical Distribution and Origin of species. Cambridge, 1922. — Willis J. G. The Origin of species by Large, rather than by Gradual, Change, and by Guppy's method of Differentiation. Ann. of Bot., 37, London, 1923.

ДАРВИН И ФИТОГЕОГРАФИЯ

(К 100-летию выхода в свет «Journal of researches»)

А. П. Ильинский

(Ботанический институт Академии Наук СССР)

Кругосветное путешествие Ч. Дарвина на «Ищейке», продолжавшееся с 27 XII 1831 по 2 X 1836 г., т. е. почти пять лет, сыграло решающую роль в развитии миросозерцания Дарвина (1). Во время путешествия у плохо верующего кандидата на должность священника, взявшего с собой в качестве единственной книги для чтения в часы отдыха «Потерянный рай» Мильтона, постепенно закрадывается сомнение в необходимости для объяснения удивительного разнообразия природы прибегать к «Великому механику», играющему исключительную роль в единственном систематически проработанном Дарвином курсе, курсе естественной теологии (2).

Такие выражения, как «творческая сила», «великий план, по которому были созданы живые существа», применяются Дарвином безоговорочно еще в начале его дневника. И еще 5 VIII 1834 г. Дарвин пишет: «Я нашел слои современных раковин, еще сохранивших свою окраску, на высоте 1300 футов, а ниже низменность усеяна ими. Нельзя, повидимому, считать особенно невероятным, что недостаточное количество [видов][1] животных объясняется тем, что с тех пор, как эти страны поднялись из моря, ни единое животное не было здесь сотворено». В рукописи эта мысль заканчивается так: «Геолог, вероятно, допустил бы, что периоды творения были отделены друг от друга во времени, — что творец по временам отдыхал от своих трудов» (1: 552).

И даже во втором издании «Путешествия», вышедшем в качестве самостоятельной книги в 1845 г., Дарвин удивляется тому, что «некоторые животные, играющие ничтожную роль в общем плане природы, все-таки были сотворены». В главе о Галапагосских островах можно уже уловить некоторые сомнения в правильности библейского мировоззрения, появившиеся у Дарвина.

Уже в первом издании «Дневника изысканий» (1839) попадаются такие фразы: «Все рассуждение, конечно, основано на принятии неизменности видов; иначе пришлось бы считать, что различие видов в двух областях возникло в связи с различием в условиях [обитания] в течение долгого периода времени».

К счастью Дарвин отправился в путешествие не только с основательным знанием «Естественной теологии» Пелея, но и с хорошей подготовкой к полевым работам. Прекрасный стрелок, страстный коллектор животных, сделавший еще студентом два небольших открытия в области анатомии морских животных, Дарвин имел также неплохую подготовку по ботанике и, особенно, по геологии. Учителем Дарвина в области ботаники был проф. Генслоу, тонкий наблюдатель и эколог.

До плавания на «Ищейке» Дарвин сделал попытку составить геологическую карту окрестностей своего родного города Шрюсбери и сопровождал проф. Седжвика в геологический экскурсии по северному Уэльсу. Последняя дала Дарвину очень много, так как научила разбираться в геологии целой страны. Очень большую роль в развитии мировоззрения Дарвина сыграло тщательное изучение т. I «Основ геологии» Ляйелля (14). Сопоставление собственных наблюдений в поле со стройным и логичным изложением Ляйелля обнаружило несостоятель-

[1] В прямые скобки взяты слова, добавленные переводчиком.

кость позиций геологов, стоявших на библейской точке зрения. Связанные библейской хронологией и догматизированными еврейскими сказаниями, геологи эти во всех трудных случаях прибегали к сверхъестественным силам. Вся история органического мира представлялась в виде творческих актов после катастроф, с помощью которых творец расправлялся с надоевшими ему созданиями.

Из фактов, собранных Дарвином во время путешествия, очень большое, если не решающее, значение имели наблюдения над современным и прошлым географическим распространением организмов, над колебаниями в численности современных видов животных и над изменениями в растительном покрове и животном населении ряда посещенных во время путешествия пунктов.

Свое самое известное сочинение «О происхождении видов путем естественного отбора благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь» (3) Дарвин начинает со следующей фразы: «Путешествуя на корабле ее величества „Ищейка" в качестве натуралиста, я был поражен некоторыми фактами, касавшимися распределения органических существ в Южной Америке, и геологическими отношениями между прежними и современными обитателями этого континента. Факты эти. . . кажется, освещают до некоторой степени происхождение видов — эту тайну из тайн, по словам одного из наших величайших ученых» (3: 29).

Действительно, связь между эволюционным учением и биогеографией очень тесна и органична. Невозможно объяснять распространение организмов, не касаясь вопроса об их происхождении.

За 65 лет до появления дарвиновского «Происхождения видов», в 1794 г. гениальный географ А. Гумбольдт в письме к своему другу, великому немецкому поэту Ф. Шиллеру, набрасывает программу занимающих его вопросов. Среди них фигурируют: «постепенность заселения земного шара; передвижения растений, изолированно и общественно живущих, и их пути; . . .сравнение культурных растений с домашними животными, происхождение тех и других, изменчивость растений, в большей или меньшей степени связанных с законом соразмерности форм; одичание одомашненных растений (в Америке, Персии) . . .» (4). Из этого перечня совершенно ясно, что для Гумбольдта в то время была очевидна связь между закономерностями географического распространения и вопросами происхождения организмов и, больше того, он понимал, что ценным объектом для решения вопроса о происхождении видов являются культурные растения.

Не случайно также то, что одними из первых защитников дарвиновского учения, оказывавших ему очень существенную поддержку, были фитогеографы Д. Д. Гукер и проф. Аза-Грей.

Само представление о борьбе за существование было подсказано Дарвину, как он это отмечает в своем докладе 1 VII 1858 г. в Линнеевском обществе, «красноречивой страницей» (5: 48), которую он нашел в «Основных началах ботаники» женевского фитогеографа Альфонса де Кандоля.

Последний пишет: «Можно сказать, что растения, почти так же как и животные, ведут открытую войну одни с другими. Животные оспаривают друг у друга пищу или взаимно пожирают друг друга; растения оспаривают друг у друга преимущественно место и освещение солнцем».

«С другой стороны, случается иногда в обоих этих царствах природы, что известные особи содействуют тем, для жизни которых нужны не те же самые условия, какие для их собственной. Таким образом деревья способствуют растениям, избегающим света, — и каждая порода удобряет землю для других растений, коих много от нее различествуют» (6: 356).

Уже в наброске 1842 г., а особенно в 1844 г., Дарвин уделяет значительное внимание географическому распространению организмов (7). В «Происхождении видов» две главы из 14 основных посвящены этому предмету. Ряд специальных работ Дарвина посвящен способам распространения диаспор [1] (или диссеминул)

[1] Под диаспорами я, как и Сернандер (8), разумею любую часть растения, отделяющуюся от всего растения и служащую для его распространения.

растений, выяснению дальности их переноса и всхожести семян при различных условиях.

На основании своих наблюдений над распределением органических существ в Южной Америке и на Галапагосских островах и над отношениями между современным животным миром Южной Америки и ископаемыми остатками животных в третичных отложениях этой части света Дарвин приходит к следующим заключениям: «Ни сходство, ни несходство обитателей различных областей не могут быть вполне объяснены климатическими и другими физическими условиями. В пунктах на одной и той же широте, разделенных более или менее непреодолимыми преградами, формы различны. Разница между формами в случае внутриматериковых преград меньше, чем между формами, разделенными океанами. Организмы, населяющие один и тот же материк, несмотря на наличие различных видов, населяющих различные местообитания и стадии, обнаруживают сходство между собой». «Распределение водных организмов сильно отличается от распределения наземных, что и понятно, так как преграды, препятствующие расселению, крайне различного характера» (7: 234).

Для Дарвина, верного последователя Ляйелля, является аксиомой, что законы географического распространения одни и те же как для современности, так и для минувших геологических периодов.

Ископаемые формы связывают фауны и флоры, разобщенные в настоящее время географически, и тем указывают на их родство. Поразителен и необъясним с точки зрения натуралиста, не признающего эволюционного учения, факт отсутствия до появления европейцев млекопитающих на океанических островах. В то же время острова, расположенные неподалеку от материка, обладают эндемичными млекопитающими, родственными формам, живущим на ближайшем континенте. Так, напр., на Фальклэндских островах Дарвин застал еще *Canis antarcticus*, близко родственную к южноамериканским представителям этого рода. «Сравнивая животный и растительный мир двух групп вулканических островов, обладающих почти одинаковым климатом и расположенных не слишком далеко от двух различных континентов, находим, что обитатели обеих групп совершенно непохожи друг на друга» (7: 234). Галапагосские острова находятся на расстоянии 500 миль от Южной Америки. И флора и фауна их обнаруживают родство с южноамериканскими флорой и фауной. Но из 22 видов птиц, найденных Дарвином на островах, 21 оказался эндемичным. Острова находятся на небольшом расстоянии друг от друга, и тем не менее многие роды растений и животных представлены самостоятельными видами на каждом острове. Вице-губернатор островов, несмотря на черепаху, найденную Дарвином, безошибочно определил, на каком острове она поймана.

Установив эти факты, несовместимые с теорией творения, Дарвин делает попытку их объяснения. «Единство места происхождения каждого вида есть закон», — говорит он (3: 554). Эту мысль он подтверждает следующими соображениями: «Простота воззрения, по которому каждый вид появился первоначально в одной только области, пленяет наш ум» (3: 552). «Различные виды одного и того же рода, хотя бы они жили в самых отдаленных друг от друга частях земного шара, должны были первоначально выйти из одного места, так как они произошли от общего прародителя» (3: 551). Последняя формулировка в первой своей части, на первый взгляд, чрезвычайно напоминает линнеевскую. Но при более внимательном чтении Дарвина обнаруживается, что он мыслил возникновение нового вида не в одном каком-либо пункте, а лишь в определенной области. «В большинстве случаев. . . особи одного вида, живущие в одной области, останутся почти однообразными благодаря скрещиванию; вследствие этого многие особи должны претерпевать одновременные изменения, и сумма изменений на каждой стадии не определяется происхождением от единственного родителя. Поясню свою мысль на примере: наша английская скаковая лошадь отличается от всех других пород лошадей, по своими отличительными особенностями и превосходством она обязана не происхождению от одной пары, а постоянному отбору и тренированию многих особей каждого поколения» (3: 556).

В одном из писем Дарвин подчеркивает, что он «никогда не думал, что новая форма может произойти из одиночной вариации» (9: 367).

Утверждение, что все виды, входящие в состав какого-либо рода, сбразовались в одной точке и оттуда уже расселялись в различных направлениях, в корне противоречит дарвиновскому учению. В разделе «Единичность центров предполагаемого творения» в «Происхождении видов» Дарвин ограничивается вышеприведенной аргументацией в пользу того взгляда, что вид возникает однократно и на более или менее ограниченной территории. О формовом разнообразии в центре возникновения вида Дарвин не говорит.

Сформировавшийся вид обладает большей или меньшей способностью к расширению своего ареала. «Каждый вид, — говорит Дарвин, — образовался в одной области и затем расселился отсюда насколько возможно далеко» (3: 554).

Ареал Дарвин, как и большинство современных систематиков, понимал динамически. Он считал его неотъемлемым видовым признаком.

В работе «Различные формы цветов у растений одного и того же вида» Дарвин, обосновывая видовой ранг *Primula acaulis*, соединявшейся Линнеем с *P. officinalis* и *P. elatior* в один вид, указывает на то, что каждая из перечисленных форм обладает самостоятельным ареалом (10: 59, 60). Ареалы эти частично перекрываются, но в областях совместного обитания виды эти разделены экологически и встречаются на различных местообитаниях. Таким образом нужно считать Дарвина не сторонником монотопного происхождения вида, а основателем учения о монофилетическом происхождении вида. Последнее является одним из основных законов современной биогеографии.

Считая, что «стремление к расселению» является одним из основных свойств любого вида, Дарвин уделил очень много времени и внимания изучению способов распространения диаспор и условий и длительности сохранения всхожести семян. Исследования его в этой области были удивительно разносторонними и дали очень интересные результаты.

Изучая влияние морской воды на всхожесть семян, Дарвин устанавливает любопытный факт, что семена некоторых растений не теряют всхожести при вымачивании их в соленой воде в течение 137 дней; изучает он также содержимое зобов птиц, выращивает растения из семян, извлеченных им из экскрементов саранчи, присланных ему из Южной Африки, и т. д., и т. д. На основании своих опытов и наблюдений Дарвин приходит к выводу, что семена, приблизительно 10% видов какой-либо флоры, после высушивания могут преодолеть расстояние на море величиной до 900 миль (1440 км). Ведя эти работы, Дарвин убеждается в недостатке в литературе фактических данных относительно темпов и способов расселения. Поэтому глубокообоснованным является указание Дарвина в 6-м издании «Происхождения видов» на то, что «велико также наше незнание относительно многочисленных время от времени возникающих способов переноса организмов».

К сожалению, и до сих пор, через 80 лет после выхода в свет «Происхождения видов», фактический строго проверенный материал по способам, а особенно скоростям расселения растений еще очень беден. Ходячим предрассудком, от которого не свободны и наши крупные фитогеографы, является утверждение, что все растительные виды расселяются «медленно» или даже «очень медленно». На основании даже тех скудных, но строго проверенных фактов, которые имеются в современной литературе, можно утверждать, что темпы расселения различных видов очень сильно отличаются друг от друга и что темпы расселения одного и того же вида зависят в сильной степени от условий среды и сопротивления встречаемого им на пути расселения со стороны биосферы, а потому изменчивы.

Относительно направления миграций Дарвин приходит к пессимистическому выводу: «Точные направления миграций не могут быть определены. Мы не можем сказать, почему мигрировали одни виды, а не другие, почему одни виды изменялись и дали начало новым формам, тогда как другие остались неизменными. Мы не можем надеяться найти объяснение этим фактам, пока не в состоянии будем сказать, почему один, а не другой вид натурализуется при помощи человека в чужой стране, почему один вид распространяется вдвое и втрое далее

и бывает вдвое и втрое обыкновеннее, чем другой в пределах их коренных местообитаний» (3: 585, 586). Дарвин приходит тем не менее к заключению, что между возрастом вида и величиной его ареала должно существовать какое-то соотношение, но что в то же время возраст не единственный фактор, определяющий размеры ареала. «Трудно объяснить, — говорит он (7: 197), — как это происходит, но один вид приспособляется к широкой амплитуде различных жизненных условий, а другой — только к ограниченному кругу последних». Мигрируя вид попадает в новые условия. Моментами, благоприятными для появления новых видов, Дарвин считал: 1) изменение внешних условий, 2) направленный отбор, 3) изоляцию уклонений (вариаций). Но, по мнению Дарвина, «ни переселения, ни изоляция сами по себе не влияют никак. Эти факторы действуют только тем, что ставят организмы в новые отношения друг к другу и в меньшей степени к окружающим их физическим условиям». «Взаимное отношение организмов в борьбе за жизнь является самым важным из жизненных условий». «Несходство между обитателями разных областей может быть приписано их изменению под влиянием изменчивости и естественного отбора и, вероятно, в меньшей степени определенному влиянию различных физических условий» (3: 549).

Дарвин, как известно, упорно преодолевал учение Ламарка о наследовании приобретенных в течение индивидуальной жизни особенностей, имевшее вначале очень большое влияние на него. В 1842 г. он еще придает особенное значение изменчивости при изменении условий существования. «Изменчивости и отбору наиболее благоприятствуют изменения во внешних условиях и изоляции, вследствие ли того, что какая-нибудь форма попадает на остров, или же вследствие разделения континента на части, вследствие частичного погружения его, или же благодаря тому, что поднявшаяся горная цепь образовала непреодолимую преграду, или же вследствие крайней незначительности числа особей» (7: 63). По вопросу о наследовании приобретенных в течение жизни признаков или изменений, а также о влиянии упражнения на развитие органов, Дарвин в своих работах в 1844 г. стоит еще на ламаркистских позициях. В 6-м издании «Происхождения видов» Дарвин уже отмечает, что «изменение условий обычно вызывает только колеблющуюся изменчивость, но иногда сопровождается и прямыми, определенными результатами» (3: 240).

Фитоценология, несмотря на буйный свой рост, еще далеко неполно освещает вопрос о взаимовлиянии организмов. Исключительный интерес поэтому представляют результаты работ Линкола (12). Им установлено, что устранение конкуренции других луговых растений укорачивает продолжительность стадии юности у лютика едкого с 5 лет до 1 г., а у купальницы — с 8 до 2 лет. Поэтому уже сложившиеся биоценозы представляют одно из серьезнейших препятствий к расселению организмов. «Мы нередко ошибаемся, считая возможным проникновение одного вида в область, занятую другим близким видом, если только эти области свободно сообщаются друг с другом. Нет сомнения, что если один вид имеет какое-либо преимущество перед другим, он в короткое время совсем или отчасти вытеснит его; но если оба одинаково хорошо приспособлены к занятым ими областям, то, вероятно, оба будут сохранять за собой свои места в течение почти любого времени» (3: 609). Здесь дана четкая формулировка закономерности, вторично открытой Пальмгреном в 1917 г.

При колебаниях суши и возникновении перешейков происходят вторжения жизнеспособных видов, которые могут повлечь за собой вымирание того или иного аборигена страны. Но Дарвин не отрицает полностью и прямого действия внешних условий. В письме к Д. Скотту от 1862 г. он пишет: «по глубокому моему убеждению нет более важной со многих точек зрения темы у теории естествознания, как влияние измененных или неестественных условий, или изменения строения на систему размножения» (9: 218). В эскизе 1844 г. указывается, что «благоприятные» условия способствуют появлению наследственного изменения. Чрезвычайно важно подчеркнуть, что Дарвин совершенно ясно представлял относительность и историчность приспособленности. В эскизе 1844 г. он прямо говорит: «Нужно еще отметить, что далеко

не все организмы, населяющие какую-либо страну, к ней совершенно приспособлены» (7: 203).

В наличии во флоре любой страны разновозрастных и различно приспособленных видов растений Дарвин видел один из аргументов против ламаркизма. Он убедился, что на основании только условий местообитания какого-либо острова нельзя делать никаких выводов относительно флористического его богатства.

Заслугой Дарвина в области фитогеографии является и то, что он обратил внимание на влияние ледникового периода на развитие флор и на динамику растительного покрова.

Вслед за Ляйеллем, пришедшим к выводу, что «человек — самый могущественный фактор в расширении географических ареалов некоторых растений» (14), Дарвин придавал очень большое значение человеку как фитогеографическому фактору.

Характерно для Дарвина его внимание к биоценотическим связям. Уже в «Дневнике изысканий» он никогда почти не рассматривает вопросов распространения того или иного растения или животного изолированно, вне его биотической среды. Так, напр., Дарвин указывает «любопытный факт, что появление животных на острове св. Елены в 1501 г. не раньше, как через 220 лет, успело изменить вид страны, ибо козы ввезены в 1502 г., а в 1724 г., как говорят, большая часть старых деревьев свалилась». «Нет сомнения, что такой великий переворот в растительном мире должен был отразиться не только на наземных моллюсках, из которых 8 видов совершенно вымерли, но и на множестве насекомых» (1: 409). Говоря о южноамериканских пампасах, Дарвин отмечает, что «бесчисленные стада лошадей, рогатого скота и овец не только изменили весь характер растительности, но почти совершенно вытеснили гуанако, оленя и страуса» (1: 108).

Дарвин высоко ценил путешествие как метод работы. Он пишет: «возбуждение, испытываемое вследствие новизны ощущений и возможности какой-нибудь крупной удачи, побуждает к повышенной активности. Затем, по мере того, как разрозненные факты становятся неинтересными, вырабатывающаяся привычка к сравнению ведет к обобщениям». Но в то же время он прекрасно сознавал недостаточность маршрутного метода и необходимость детальных стационарных наблюдений.

Дарвин поставил перед фитогеографией ряд новых крупных проблем и, революционизировав ее, вывел фитогеографию на путь широких обобщений и установления закономерностей. Последние нередко имеют большое практическое значение. Поэтому понятен тот интерес к биогеографии у нас, в стране, планово перестраивающей свою географию под руководством величайшего географа, товарища Сталина.

ЛИТЕРАТУРА

1. Чарлз Дарвин. Путешествие натуралиста вокруг света. Под ред. С. Л. Соболя. Биомедгиз, М.—Л., 1935. — **2.** А. П. Ильинский. Чарльз Дарвин. Биографическая библиотека, М.—Л., 1926. — **3.** Ч. Дарвин. Происхождение видов. Биомедгиз, 1937. — **4.** K. Bruhns Alexander von Humboldt. Eine wissenschaftliche Biographie, L., 1872. — **5.** Извлечение из неизданного труда о виде Ч. Дарвина: «Об изменчивости органических существ в естественном состоянии; о естественном средстве отбора». Напечатанное собрание сочинений Ч. Дарвина, т. I, изд. Лешковского, М., 1907. — **6.** Альфонс Декандоль. Введение к изучению ботаники, или начальный курс этой науки, содержащий органографию, физиологию, методологию, географию растений, обозрение растений ископаемых, ботаники врачебной и истории ботаники, т. 2, М., 1838. — **7.** Francis Darwin. Die Fundamente zur Entstehung der Arten. L., 1911. — **8.** R. Sernander. Zur Morphologie und Biologie der Diasporen. Nova Acta Regiae Societatis Scientarum Upsaliensis, Upsala, 1927. — **9.** Francis Darwin a. A. C. Seward. More Letters of Charles Darwin, vol. 1—2. London, 1903. — **10.** Ch. Darwin. The different form of flowers on plants of the same species. London, 1892. — **11.** Francis Darwin. Leben und Briefe von Charles Darwin, Bd. 1—3. Stuttgart, 1910. — **12.** K. Linkola. Ueber die Dauer und Jahresklassenverhältnisse des Jugendstadiums bei einigen Wiesenstauden. Acta forestalia fennica, 42, 2, 1936. — **13.** A. Palmgren. Ueber Artenzahl und Areal sowie über die Konstitution der Vegetation. Acta forestalia fennica, 22, 1922. — **14.** Ляйелль. Основные начала геологии. Перев. А. Мина, 2 тома, СПб., 1866.

ЕСТЬ ЛИ РОДСТВО МЕЖДУ РАСТИТЕЛЬНОСТЬЮ СТЕПЕЙ И ТУНДР?

Б. Н. Городков

(Ботанический институт Академии Наук СССР)

> «У нас есть всевозможные как органические, так и неорганические данные, доказывающие, что Центральная Европа и Северная Америка пережили в течение новейшего геологического периода полярный климат. . . По мере того как холод усиливается, и лежащие одна за другой все более южные зоны становятся пригодными для обитателей севера, последние занимают места прежних обитателей умеренных областей. . . Когда станет теплее, арктические формы должны будут отступить к северу, так сказать, по пятам преследуемые во время своего отступления организмами более умеренных стран».
>
> Ч. Дарвин. Происхождение видов. Изд. Академии Наук СССР, 1939, стр. 576, 577.

Обширные безлесные равнины тундровой зоны имеют некоторое сходство по своей внешности с равнинными степями. Это привело к попыткам объяснить такое сходство экологической близостью среды, в которой обитает современная растительность тундр и степей, или причинами исторического порядка, а именно—родством известной части растительного покрова Арктики и степей.

Если Зуев (Паллас, III, 1788, стр. 34) при описании им своего путешествия по Карской тундре лишь упоминает о «мокрых степях», то Миддендорф (1867, стр. 698—701, 710—712) посвящает уже несколько страниц обсуждению сходства между тундрой и степью. Правда, он неоднократно отмечает и различия в климатических и почвенно-грунтовых условиях степей и тундр, но тем более он считает нужным «выставить на вид большое сходство между двумя кажущимися противоположностями». В другом месте (стр. 714) Миддендорф пишет даже о «необыкновенном» сходстве тундр со степями. В большинстве случаев это сходство не выходит за пределы аналогий, за исключением растительности, в составе которой Миддендорф перечисляет одинаковые роды, как, напр., *Elymus*, *Phleum*, *Mopecurus*, *Oxytropis*, *Potentilla*, *Rosa*, *Dianthus*, *Artemisia*, *Draba* и т. д.

Глубже анализ экологической обстановки тундр и степей у Чильмана (Kihlman, 1890, стр. 140), который считает нетрудным указать особенности, общие обоим растительным зонам, а именно: одинаковое строение почвы (Bodenprofilstik), краткий вегетационный период, длительный холодный период года, обычные и сильные температурные скачки, интенсивное действие ветра. К этим легко констатируемым моментам присоединяется затрудненное снабжение водой из почвы, в южных степях из-за недостатка осадков, а в арктических тундровых степях из-за очень холодной или замерзшей на небольшой глубине почвы. В результате возник сходный ландшафт, для которого прежде всего характерно безлесие, а затем подушкообразный или густоветвистый рост растений.

Широкая популярность работ Миддендорфа и Чильмана привела к тому, что сходство между степями и тундрами, особенно учитывая слабое знакомство с природной обстановкой Арктики до последнего времени, не вызывало особенных сомнений среди ботанико-географов. Это мнение подкреплялось еще учением о физиологической сухости болотных и тундровых местообитаний, под влиянием

которой растительность будто бы приобрела такое же ксероморфное строение, как в степях.

Идея о родственной связи степной и тундровой растительности стала не менее распространенной, чем идея о близости географических ландшафтов степей и тундр после появления работы Нёринга (Nehring, 1890, стр. 2, 3, 178).

Последний пришел к выводу, что в средней Европе в течение ледникового периода арктические степи, или тундры, непосредственно сменились субарктическими, т. е. настоящими степями. И те, и другие прерывались небольшими участками лесов, которые позднее постепенно распространились и вытеснили степи. Нёринг основывался на непосредственной близости слоев с остатками арктических растений, млекопитающих и птиц и слоев с костями степных животных. Хотя ископаемых остатков степной растительности Нёринг, как и другие исследователи, не обнаружил, он все-таки счел необходимым признать былое существование степей, потому что будто бы без тундр нет леммингов, без степей и пустынь нет тушканчиков (стр. 135).

Воззрения Нёринга после выхода его работы получили большую популярность, но одновременно появились и возражения относительно возможности судить о климатической обстановке и ландшафте прошлых времен по ископаемым остаткам животных. Например Черский (1891, стр. 666, 667), считаясь с несомненным фактом совместного нахождения остатков арктических и южных животных, утверждал, что «распределение арктических видов млекопитающих животных в послетретичный период никак не мирится ни с климатическими условиями того времени, ни с знакомыми нам современными нравами этих животных, хотя в видовой тождественности постплиоценовых индивидуумов с нынешними их потомками мы не можем сомневаться». В четвертичное время произошло постепенное изменение нравов и привычек известных животных и приспособление их к новым условиям существования. Местом былого пребывания в Сибири и на Урале таких животных, как сайга, Черский считает довольно обширные безлесные степные пространства по долинам послетретичных рек, прорезавших горно-лесную страну. Это и создавало возможность тесного смешения различных фаун, что наблюдается и в настоящее время в Восточной Сибири.

Сравнительно недавнее сообщение Пидоплички (1934, стр. 80—82) о нахождении в совместном залегании остатков тундровой и степной фауны в четвертичных отложениях (вероятно, времени отступания днепровского языка) вызвало появление нескольких статей, посвященных проблеме смешанной фауны. Кузнецов-Угамский (1934, стр. 73, 74) считает смешанные или, правильнее, менее дифференцированные фауны довольно обычным явлением прошлых и настоящей эпох. Он объясняет это явление, подобно Черскому, тем, что современная экология животных может отличаться от прошлой. Поэтому делать выводы о физико-географических условиях прошлого по ископаемым остаткам следует с осторожностью. Нельзя представить себе тундру и степь, лес и пустыню в одном месте. С упомянутым автором в оценке значения смешанной фауны соглашается Браунер (1934, стр. 92, 93). Он приводит немало примеров проживания и сезонных миграций еще в недавнем прошлом степных животных в лесах, а лесных — в степях. Поэтому нынешние лесные животные могли встречаться со степными. Шарлемань (1934, стр. 94, 95) также считает смешанные четвертичные фауны скорее правилом, чем исключением, и подтверждает это проживанием на Украине некоторых степных животных (например тушканчика) совместно с лесными. Современные смешанные фауны в большинстве случаев встречаются на границе биогеографических зон с их различными ландшафтами. Подобно Мензбиру, упомянутый автор объясняет смешанность четвертичной фауны смешанностью ландшафтов с различной растительностью, среди которых эта фауна обитала.

Противником упрощенной схемы изменений фаун и флор в постплиоцене, сводившейся, по мнению сторонников Нёринга, к наступаниям тундры к югу вместе с ледниками и к последующим сменам их степями, а степей — лесами, был Мензбир (1934, стр. 154—156). Он задается вопросом, были ли тундры ледникового времени и современные одинаковыми, и можно ли говорить о тундрах

конца третичной эры, когда климат полярных стран не благоприятствовал их существованию. Первые признаки тундры, по мнению Мензбира, появились в начале потретичного времени с ухудшением климата, с появлением местами вечной мерзлоты и надвиганием ледников. До этого будущее животное население тундры было рассеяно по всей свободной от льда площади Евразии. Например тундровые грызуны проникли в современную Арктику из пустынно-степной зоны Азии и приспособились к болотистым площадям. Тундра с ее флорой и фауной складывалась постепенно, причем одновременно с ее развитием происходило надвигание лесов из средней Сибири, отделивших в послеледниковое время тундровую зону от пустынно-степной. До этого болотистые пространства, травянистые площади и лесные участки образовывали в разных странах пеструю мозаику станций с разнообразным животным населением. В средней полосе СССР, насколько можно понять Мензбира (стр. 166), леса (сосновые боры) непосредственно заселили флювиоглациальные песчаные наносы отступавшего ледника. Мензбир пробует представить себе ландшафт восточной Европы во вторую ледниковую эпоху, и из его картинного описания явствует, что географическая зональность в то время будто бы едва намечалась лишь в области современных Киргизских степей за Каспием (стр. 173, 174). Развитие настоящей тундры с ее флорой и фауной Мензбир относит к последнему ледниковому и послеледниковому периоду (стр. 190). Никакого периода сильной сухости климата с соответствующими ему полупустынями и пустынями после второй межледниковой эпохи Мензбир не признает (стр. 187).

Таким образом и Мензбир, критикующий схему Неринга, все-таки признает генетическую и былую территориальную связь тундр и степей. Эта идея весьма распространена среди тех зоологов и палеонтологов, которые считают более возможным искать в прошлом такие комбинации ландшафтов, которые в настоящее время трудно себе представить на равнинах, чем признать «способность видов изменять свои требования к внешней обстановке» (Тугаринов, 1932, стр. 116).

Между тем еще у Дарвина (1939, стр. 373, 374) можно найти определенные указания на способность животных, в отличие от растений, распространяться из теплых широт в более холодные и наоборот. Дарвин объясняет это врожденной значительной гибкостью конституции большинства животных.

Зоологи, не признающие гибкости конституции животных, для объяснения прошлых смешанных фаун принуждены ставить в ближайшее соседство ландшафты самых различных зон (степной, тундровой и лесной), не считаясь с тем, что тундры и степи, будучи обусловлены всей суммой физико-географических причин, исключают друг друга. Ссылка на близость горных тундр и степей в горах Монголии (Тугаринов, 1929, стр. 670) не решает дела, так как близкое соседство в горах тех и других ландшафтов объясняется сменой соответствующих климатов на незначительном расстоянии, чего не может быть на равнинах или в невысоких горных странах.

Вот как, напр., восстанавливает ландшафт окрестностей Енисея вблизи современного Красноярска Громов (1932, стр. 175) на основании анализа фауны палеолитической стоянки у Афонтовой горы. В условиях относительно влажного, повидимому, более сурового климата, чем теперь, существовали обширные безлесные пространства, горы, почти лишенные древесной растительности, степи, а местами тундра, с типичными для нее северными оленями, песцами и зайцами, среди которых бродили стада мамонтов. . . В холодные снежные зимы северные животные далеко проникали на юг, а весной, когда степи покрывались сочной растительностью, среди них появлялись дикие лошади, сайгаки, быки». Таким образом, на основе современной и к тому же сужденной Громовым приуроченности различных животных, установленных в ископаемых остатках, к определенной экологической обстановке, эта обстановка и все соответствующие ей ландшафты механически восстанавливаются на небольшой территории, в непосредственном соседстве друг с другом, что противоречит законам физической географии. Последние так же обязательны для прошлой, как и для настоящей

эпохи. По нашему мнению, одними сезонными миграциями с севера на юг и обратно, без привлечения особых ландшафтов, можно объяснить совместное нахождение ископаемых остатков таких различных по своим современным потребностям животных, как северный олень и сайга. В наше время якутская лошадь, зимующая в лесной зоне Якутии на малоснежных пастбищах, встречается с тундровым северным оленем, приходящим из приморских тундр на юг, в леса. В Гижигинском районе, в условиях лесо-тундрового ландшафта, вместе с северным оленем и песцом зимует на подснежном корму та же якутская лошадь. Если это оказывается возможным для домашней лошади, почему это было невозможно для диких лошадей и сайги, остатки которых обнаружены в смеси с остатками арктических животных на Ново-Сибирских островах.

Почти так же, как и Громов, рассуждает Тугаринов (1934, стр. 62), хотя и призывает к осторожности в выводах по отдельным находкам и предлагает пересмотреть характеристики прошлых ландшафтов, восстановленных по этим находкам. Подыскивая в настоящее время страну, где можно было бы встретить на небольшом пространстве степную, лесную и тундровую фауну, он (Тугаринов, 1929, стр. 676) указывает на Монголию с ее резко континентальным холодным климатом и делает заключение о том, что в северо-восточной Азии (Берингии) в четвертичное время существовали сходные ландшафты с открытыми тундрово-степными или даже тундрово-пустынными пространствами (тундрово-степная зона, Тугаринов, 1934, стр. 64), на которых возникла арктическая фауна и куда позднее проникли и степняки. Острова леса, как и в монгольских горах, давали приют лесной фауне. Тундрово-степным считает пребореальный период и Гросет (1935, стр. 218).

Отождествление вечномерзлых на незначительной глубине и поэтому заболоченных тундр с сухими горными степями и альпийскими лугами Монголии — неправильно. Это совершенно особые ландшафты. Ничего подобного монгольским горным степям, как мы знаем из исследований в якутских тундрах, нет в Арктике и не могло быть в ледниковое время, когда восточная Азия, особенно в условиях еще более резкого континентального климата (как полагает Тугаринов), должна была иметь особенно сильно выраженную вечную мерзлоту. В настоящее время степные участки Забайкалья располагаются лишь на лишенных вечной мерзлоты или глубоко оттаивающих южных склонах и речных террасах, а над вечной мерзлотой растут леса. Тундры в этих условиях местной вечной мерзлоты совершенно исключаются, и никакой тундрово-степной зоны не может существовать. Может быть только или чередование лесов и степей (лесостепь) или чередование тундр и лесов (лесотундра). Лишь в горах Средней Азии можно видеть контакт степей и альпийских лугов (не тундр) при отсутствии вечной мерзлоты. Те, кто признает теорию смещения полюсов или материков, а к таким лицам относится Тугаринов (1934, стр. 56), не должны искать в былой Арктике условий, одинаковых с современными монгольскими горами, расположенными на значительном удалении от полюса и поэтому ни в какой мере не сходными с тундровой зоной, спустившейся к современному югу в ледниковое время. Справедливо допуская миграции животных и растений на значительные расстояния, нередко превращают географические ландшафты во что-то подобное организмам, способным существовать в разных климатических условиях без заметных изменений. При этом забывают, что географический ландшафт есть естественное следствие, в первую очередь, современного климата, а история развития ландшафта отражается не в сохранении прежней экологической обстановки, невозможной без сохранения былого климата, но в частичном сохранении отдельных элементов ландшафта (в рельефе в почвенном покрове и др.) и живых существ, приспособившихся к новым условиям существования. Незначительные фрагменты прежних ландшафтов при смещении зон и климатических сменах могут уцелеть лишь там, где по случайным обстоятельствам сохранились климатические и эдафические условия прошедших времен. Каждый природный географический ландшафт есть сложный комплекс, способный развиваться лишь при определенном сочетании физико-географических условий.

связанных, в свою очередь, с солярным климатом, положением местности на определенной высоте и по отношению к морям. Не может быть и речи о каких-либо миграциях в иные местности ландшафта в целом или многие живых организмов, кроме как одновременно с постепенным смещением климатических областей. В подтверждение наших воззрений о постепенной и закономерной смене ландшафтных зон в ледниковый период мы сошлемся на Дорофеева (1939, стр. 576, 577). Он объясняет незначительность изменений арктических растений в течение ледникового периода именно тем, что взаимные отношения растений за время продолжительных миграций в целом не нарушались благодаря весьма постепенному смещению климатических зон к югу и обратно к северу.

Сходно с Тугариновым представляет себе растительность по окраине ледника на Украине Клеопов (1931, стр. 142, 147), признающий вместе с Кроксом (1927) резкий континентально-степной климат ледниковых периодов. Растительность эта имела смешанный характер. В альпийские лужки вкрапливались некоторые ксерофиты с запада и с Кавказа. На торфяных болотцах и на влажных, топких местах ютилась тундровая флора, остатки которой найдены по р. Сану и в других местах. Наконец, на обнажениях могли расти лески из березы и сосны, а также заросли *Juniperus sabina*, *Betula humilis*, *Daphne cneorum*, *D. altaica*, *Rhododendron flavum* и др. Во время наивания ледникового оледенения лесная растительность существовала лишь в долинах больших рек. Травянистая растительность степей и обнажений Украины и смежной РСФСР возникла путем переселения с гор и из азиатских пустынь во время ледниковых периодов альпийской и ксерофитной флор. Иначе сказать, Клеопов ставит и по времени и по пространству в непосредственной близости равнинные степи и тундры ледникового периода. Это обстоятельство должно было бы сказаться в виде присутствия в современных степях и тундрах общих растений.

В отличие от Клеопова, Лавренко (1938, стр. 285–286) отодвигает перигляциальные степи от соседних гольцово-тундровых группировок по окраине великого оледенения на несколько десятков и даже сот километров. В его перигляциальных степях, населенных степными ксерофитами, альпийскими и арктоальпийскими растениями, существовали рощицы сосны, лиственницы, ели и даже дубовые лески, вероятно, байрачного типа! Так как для СССР (мы прибавим, и для иных стран) соответствующих палеоботанических данных нет, да и генезис многих отложений ледникового периода остается невыясненным, Лавренко принужден подтверждать свои теоретические построения лишь ископаемой смешанной фауной зоологов. Не лучше ли было бы ботаникам пользоваться в основном ботаническими материалами и при скудости их не подгонять свои выводы к выводам других специалистов?

Мы представляем себе ландшафты средней Сибири и юго-востока Европы в течение вюрма, к которому обыкновенно относят ископаемые остатки смешанной фауны, как ландшафты тайги с господством лиственницы (вероятно, *Larix sibirica*), березы и сосны. На севере она граничила с перигляциальной тундрой. В настоящее время сходные ландшафты свойственны центральной Сибири и Якутии. В обширных речных долинах лесной зоны конца ледникового периода должны были существовать луговые пространства с группами крупных ив, березы и лиственницы, напоминающие такие же луга нижней и средней Лены. Обугленные остатки названных древесных пород (особенно лиственницы) описаны Гаммерман (1934, стр. 73) со среднего Енисея. Лиственница упоминается Нерингом (1890, стр. 169) из слоев с *Rhinoceros tichorhinus*, *Cervus tarandus* и *Felis spelaea* в средней Германии. Береза известна из отложений ледникового периода в Крыму (Гаммерман, 1934, стр. 70).

Этому ландшафту в средней Европе достаточно соответствует тот ландшафт, кот рый восстанавливает на основании изучения ископаемой пыльцы Рудольф (Rudolph, 1931, стр. 127, 157) для пребореального периода. Соотношение пыльцы березы, сосны, ивы (к ним, по нашему мнению, может быть, следовало бы прибавить еще лиственницу, пыльца которой не сохраняется в ископаемом состоя-

нии [1]) достаточно отражает зональность ландшафтов того времени, особенно более поздней стадии пребореального периода: на северо-западе (Великобританские острова) господствовала береза, южнее и восточнее преобладала сосна, а на крайнем юго-востоке (на Карпатах) появлялись пихта и ель, кое-где были разбросаны насаждения лещины и смешанных дубовых лесов вплоть до северной границы средней Европы. Примерно то же мы встречаем в настоящее время в Якутии, где на севере господствуют лиственница и береза, а также различные ивы в речных долинах, на юге — очень много сосны и немного ели, а в южных горах к последней присоединяются кедр и пихта. Сравнительно слабое продвижение сосны на север Якутии объясняется высоким уровнем вечной мерзлоты, чего, повидимому, не было в Европе с ее более умеренным морским климатом как в послеледниковое время, так и теперь. Рудольф (1931, стр. 128, 157) сравнивает это прежнее распространение лесов в Европе с современной растительностью Скандинавии и приходит к выводу о соответствующем субарктическом климате пребореального периода, климате с низкими летними температурами, понижавшимися к северо-западу. Обилие ивы на западе и севере напоминает ему о поясе ив выше лесной границы в современной Скандинавии.

Гаммерман (1934, стр. 74), нашедшая в очажных слоях конца ледникового периода древесные породы, широко распространенные в таежной и в лесо-степной Сибири, восстанавливает на среднем Енисее лесо-степной ландшафт, аналогичный современному, лишь потому, что ископаемые остатки животных будто бы принадлежали главным образом степным. Последнее утверждение неправильно. Громов (1932, стр. 164), наоборот, отмечает особенное преобладание в тех же остатках Афонтовой горы особей арктических или близких к ним млекопитающих: северного оленя — 35%, песца — 24%, зайца — 13%, мамонта — 4.5% (цифры округлены). Из остатков птиц подавляющее количество принадлежало белой куропатке, т. е. также арктическому животному (Тугаринов, 1932, стр 119). Присутствие лишь распространенного вплоть до тундр наземного моллюска *Succinea oblonga* только подчеркивает сказанное (Громов, 1932, стр. 75). Таким образом, если основываться на качественных и количественных соотношениях ископаемых фауны и флоры, следовало бы восстановить скорее лесо-тундровый ландшафт. Однако присутствие некоторого числа костей степных (в настоящее время) животных (сайги, лошади, джигетая) заставило Громова и Гаммерман предпочесть лесостепь. Между тем не менее трудно в наше время поместить песца и северного оленя в лесостепь, чем сайгу и джигетая в тундру.

К подобным же выводам еще раньше нас пришел Пидопличка (1937, стр. 51, 57). Он считает, что перечень животных, погребенных в базальной части лёсса Украины, говорит против пустыни или засушливой степи во время аккумуляции лёсса. Тундровые животные не могли жить в этих условиях, а степные формы, обитающие ныне даже в тундрах, свидетельствуют лишь о лугах и влажных степях. В другом месте Пидопличка пишет о лугах и болотах на валунной глине, которые позднее осушились и дали возможность селиться лугово-степным животным.

Ошибка Пидоплички (1938, стр. 118, 119) заключается лишь в том, что он не может отказаться от мысли о соответствии морфологической и экологической идентичности ископаемых и современных украинских животных, и поэтому принужден признать в равнинной периглациальной зоне Украины сильную сближенность и перекрытие тундровых и степных пространств. Впрочем, степи Пидоплички более смахивают на долинные луга.

Никаких степей в периглациальной области со смешанной аркто-таежно-степной фауной не могло быть в условиях ледникового климата, но в более южных территориях лесной зоны мы допускаем слабое местное остепнение долинных луговых террас и южных склонов гор, особенно под воздействием усиленного выпаса стад копытных.

---

[1] Тюлина (1937, стр. 171) не находила пыльцы лиственницы даже в тех отложениях, в которых это дерево заключалось в виде древесины.

Вместе с тем мы не считаем также обязательным существование былых тундр в непосредственной близости от изученных местонахождений смешанной фауны на юго-востоке Европы и в средней Сибири. Остатки песца, северного оленя и некоторых других тундровых животных этого не доказывают, поскольку мы знаем, что даже в настоящее время оба названных животных, особенно олень, заходят далеко в лесную зону.

Существование смешанной фауны в настоящее время связано с горной территорией, лишенной обширных и глубоких торфяных болот, как, напр., северо-восточная Азия. Несомненно, что в ледниковое время мощные сфагновые торфяники также отсутствовали. По крайней мере, изучение европейских торфяников указывает на их более поздний возраст.

Широкое распространение сфагнов и соответственно усиление торфообразования даже в северо-западной Европе произошло лишь в послеледниковое время (Auer, 1933, стр. 304). Наши наблюдения в тундрах Чукотского полуострова и низовьев Лены свидетельствуют о совсем незначительной роли, какую играли сфагны в растительном покрове тундровых болот еще недавно, хотя в текущее время сфагны довольно сильно распространились в окраинных лесах и на тундровых болотах северо-восточной Азии.

Меньшая заболоченность водоразделов лесной зоны и лесотундры ледникового времени, за исключением, может быть, чрезвычайно равнинной Западносибирской низменности, конечно, придавала особый вид ландшафтам с преобладанием светлых лиственничных, сосновых и березовых лесов и делала водоразделы лесной зоны более доступными для обитания животных открытых пространств, к которым обыкновенно причисляют тундровые и степные формы. Вполне возможно, что нынешняя смешанная фауна восточной Сибири есть результат не только истории страны, но и ее современного ландшафта, для которого характерны как-раз малое развитие водораздельных торфяников даже на равнинах и господство светлых лиственничных и сосновых лесов, в отличие от северной Европы и западной Сибири с их густыми темнохвойными лесами и трудно проходимыми торфяниками.

В этом отношении мы несколько расходимся с Сушкиным (1925, стр. 47, 50), который считает фаунистические особенности заенисейской Сибири (родственной по фауне нагорной Азии) обусловленными исключительно историей страны и не находит в условиях современности объяснения тесной связи ее границ с границами древнего материка.

Слабое развитие торфяников в раннее послеледниковое время, столь необычное для современной лесной зоны Европы и Западной Сибири, обращало внимание многих исследователей и требовало объяснения. Нам придется остановиться на этом вопросе, потому что он теснейшим образом связан с восстановлением ледникового и послеледникового ландшафта, а тем самым и с выяснением возможности совместного существования степей и тундр.

Отсутствие торфяников в ледниковое время и в ближайшее послеледниковое заслуживает внимания не только само по себе, но и в том отношении, что оно послужило причиной исключительной скудости ископаемых растительных остатков в отложениях интересующего нас времени. О растительности ледникового и раннего послеледникового времени мы принуждены судить главным образом по ископаемой пыльце в озерных и иных отложениях. Этот метод позволяет получить лишь самое приближенное представление о былых лесах и может дать некоторые материалы для суждений о степени облесенности страны и об основных древесных породах, но оставляет пока открытым вопрос о растительности и ландшафтах безлесных площадей.

Фирбас (Firbas, 1934, стр. 137, 141—143), который специально занимался изучением пыльцы в современных поверхностных пробах из различных местностей средней Европы и Лапландии, приходит к выводу, что лишь очень большое преобладание пыльцы недревесных пород над пыльцой деревьев может служить доказательством малой облесенности или безлесия местности. Высокое содержание пыльцы злаков указывает на открытую травянистую местность

(напр. на луга в Лапландии), но при богатстве заболачивающей растительности злаками и осоковыми нельзя ожидать при изучении илов достаточных доказательств существования степной растительности. Арктические и субарктические кустарничковые тундры (в Лапландии) легко отличаются от океанических вересщатников и от лесов соотношением пыльцы вересковых и *Empetrum*, но в осоковых торфах, в илах и др., вероятно, это соотношение — иное.

Представляя себе тундровую зону как местность, особенно обильную болотами, и связывая болота с отложениями торфа, палеогеографы довольно единодушно пришли к выводам о степном или даже пустынном характере приледниковых безлесных пространств, лишенных торфа и покрытых отложениями лёсса. Степные условия подтверждались присутствием в лёссе изверженний червей, гумусированных образований или известковых трубочек, как бы ходов корней степных трав (Крокос, 1927, стр. 226). Самое отложение лёсса, относившееся ко времени надвигания ледников, связывалось сторонниками эоловой теории с сухим степным климатом (Крокос, 1927, стр. 290). Образование континентальных наносов, богатых известью, по мнению Герасимова и Маркова (1938, стр. 267), подводящих итог в этом отношении воззрениям многих прежних исследователей, бесспорно свидетельствует о сухих и континентальных условиях при их седиментации в течение ледникового периода. Сторонники влажного климата в ледниковое время относили возникновение лёсса к послеледниковому времени и опять-таки находили необходимым обусловить этот процесс сухими, континентальными условиями, при которых флора и фауна имели степные признаки (Соколов, 1904, стр. 216). Впрочем, иногда эти выступившие из-под ледника безлесные степные равнины сравнивались, по Миддендорфу, с сухими тундрами крайнего севера Сибири (Соколов, 1904, стр. 213).

Смена ландшафтов средней Европы в течение ледникового периода, когда стадиям нарастания льдов соответствовали будто бы сухие, континентальные климатические условия, а межледниковья отличались влажным и умеренным климатом, наглядно представлена в работе зоолога Рейнига (Reinig, 1937, стр. 28, 29). По Рейнигу, за преглациалом с тепло-умеренным климатом, в условиях которого проживали слоны, лошади, лев, гигантский олень и др., последовал холодный и сухой климат минделя, вызвавший сильное отступание леса и развитие степей на больших пространствах. При этом исчезли лев, пантера и некоторые другие животные, а позднее пришли овцебык, северный олень и суслик. В миндель-рисс происходит прибавление лесов при влажном, почти субтропическом климате, что сопровождалось возвращением слонов и др. В рисс — климат холодный и сухой, степи вытеснили лес и на отдельных местах образовались тундры. Фауна и флора — исключительно аркто-альпийские, из животных — типичны мамонт, шерстистый носорог, северный олень, обский леминг, *Bos priscus*, овцебык, пещерный медведь, гигантский олень. В рисс-вюрм произошло снова частичное вытеснение степи лесом и появление лесного слона, носорога Мерка, бурого медведя, льва, волка. В течение холодного и континентального вюрма в южной Германии оставались обширные леса, а в северной Европе наблюдалось сильное остепнение. В последний раз там оказались северный олень, песец, заяц-беляк, копытный лемминг, *Lagomys pusillus*.

За принятие исключительно сухого континентального периода (степного времени) в течение длительного промежутка между максимумом последнего оледенения и началом возникновения лесов выступали Фирбас, А. Пенк, Пауль и Руофф и нек. др., следовавшие в этом отношении за Нерингом (Nehring, 1890, стр. 2, 3, 266), который писал, что существование степного (континентального) времени для средней Европы в течение продолжительного промежутка делювиального периода стоит вне сомнения, как и существование в течение ледникового периода или в непосредственной близости к нему арктических степей, или тундр, и субарктических лёссовых степей типа восточнорусских и западносибирских. Фирбас (Firbas, 1934, стр. 141), однако, предостерегает от выводов об отступании в пребореальный период арктических кустарничковых сообществ и о наступлении более континентального климата, которые делались на осно-

вании совершенно незначительного количества пыльцы вересковых в соответствующих отложениях.

По мнению Бертша (Gress, 1931, стр. 83), основанному на анализе пыльцевых диаграмм, средняя Европа в аншиловое и в раннее литориновое время превратилась из степей в остепненные леса, пройдя стадию лесостепи, т. е. в раннее послеледниковое время она имела степной ландшафт. Грес (Gress, 1931, стр. 90) восстанавливает своеобразное, противоречащее современному, чередование ландшафтных зон в Европе в позднеледниковое (пребореальное) время. Во время Балтийского ледникового озера (аркатическое, или древнейшее время) в северо-западной Европе господствовали тундры с арктико-альпийскими пятнами и сосковыми болотами в мокрых понижениях. На юге тундры переходили в субарктические степи. В ольдиевое время (субарктическое время, время березово-сосновых лесов) тундры сменились субарктическими травянистыми и облесенными степями с господством березовых лесов, а также субарктическими ивняками. Ведущими растениями оказываются *Betula nana* и *Hypnum trifarium*. К этому же времени предполагается начало вселения сибирских степных растений и первое появление ели в южной Швеции, в Финляндии и в северо-западной России при отступании аркто-альпийской флоры. В аншиловое время уже широко распространились светлые березово-сосновые леса парового облика и травяные степи.

Представления Рудольфа (Rudolph, 1931, стр. 164) — уже иные. Он отмечает отсутствие торфообразования в начале послеледникового времени и, следуя А. Пенку, объясняет это аридным климатом ледникового периода. Отложения послеледникового холодного времени характеризуются дриадовой флорой и чистыми слоями *Betula nana*, непосредственно залегающими под мощными северными и предальпийскими болотами. Следующий по времени климатический период отличался господством березы, сосны и ивы, способных существовать в субарктическо-субальпийских условиях. В тех же слоях встречаются еще северные и высокогорные растения и животные, которые ныне не обитают на пониженных местообитаниях, как, напр., сообщество *Valvata alpestris — Hypnum trifarium — Meesea triquetra* или сообщество *Betula nana*. По-видимому, суровый климат местами был мягче, на что указывает присутствие небольшого количества пыльцы лещины и пород смешанного-дубового леса.

Объяснение последнего факта представляет большие затруднения. Мы не будем вдаваться в разбор предположений Рудольфа (стр. 158) на этот счет. Заметим только, что присутствие пыльцы широколиственных пород в озерных и ледниковых отложениях, на ряду с арктической флорой, Сукачев (Сукачев и Долгая, 1937, стр. 185) и Иверсен (см. Нуурра, 1936, стр. 459) объясняют возможным попаданием ее из подстилающих отложений. Может быть, незначительное количество упомянутой пыльцы в отложениях березово-соснового времени правильнее объяснить отдаленным заносом или содержанием в материнском материале грунтов.

Сопоставление работ Гресса и Рудольфа, относящихся к одним и тем же местностям и основанных, в общем, на одном материале, показывает, насколько шатки основания имеют те авторы, которые по отрицательным признакам восстанавливают степные условия и ландшафты ледникового и ближайшего послеледникового времени.

К этой же категории недостаточно обоснованных предположений относятся представления (Герасимов, 1936, стр. 205) о продолжительной фазе суховеев, прекратившей органогенные отложения и способствовавшей развитию ландшафта, переходного между тундрой и лесостепью. Эта фаза будто бы следовала непосредственно после дриадового времени и сменилась фазой островных еловых лесов. Еловые леса, ивняки и ольховники под влиянием заселения почвы уступили место лесостепи с сосново-березовыми лесами, позднее сомкнувшимися. Приведенная схема, вероятно, более соответствовала бы действительности, если бы из нее исключить степи и солончаки, потому что смена липовых торфяников тундровых ландшафтов сосново-березовыми лесами может быть вполне

обоснована всего лишь постепенным потеплением климата и исчезновением вечной мерзлоты или вообще повышением почвенных температур там, где мерзлоты не было.

Местное безлесие и степные ландшафты перигляциальной зоны, обусловленные первичной засоленностью грунтов и аридным климатом ледникового и ближайшего послеледникового времени, никак не совпадают с теми выводами, к которым пришли исследователи северо-западной Европы. Например Хюппя (Huyppä, 1936, стр. 447, 455, 456), на основании главным образом пыльцевого анализа морских и озерных отложений под торфяниками южной Финляндии и окрестностей Ленинграда, разделяет позднеледниковое время в названных местностях на следующие промежутки: 1) тундра, 2) березовые леса, 3) березово-сосновоелевые леса + *Alnus*, *Ulmus* (?), *Corylus* (?), *Tilia* (?), 4) березово-сосновые леса. Сначала леса были явно разреженными, и дриадовая флора сохранялась среди них на эдафически подходящих местообитаниях. В северной Финляндии субарктическое время лесов с преобладающей березой господствовало вплоть до аншилового времени. Ауер (Auer, 1933, стр. 305) даже приходит к выводу, как и некоторые другие финские исследователи, что безлесной (тундровой) полосы в южной Финляндии вообще не было в конце ледникового времени, но лес следовал непосредственно за отступающим ледником, и только в Лапландии образовалась тундровая растительность.

Таким образом в противовес многим западноевропейским ботаникам, признающим в ледниковое время достаточно развитую тундровую (Hayek, 1926, стр. 266) или степную перигляциальную зону (Podpèra, 1923, стр. 6; Gajewski, 1934, стр. 23) в средней Европе, многие финские ботаники совсем отрицают существование безлесной полосы или очень суживают ее в северной Европе.

Мы считаем вполне вероятным, что безлесная тундровая зона на равнинах средней Европы при наибольшем продвижении ледника была лучше развита, чем в более северных областях во время отступания его. Известная устойчивость арктического климата на продолжительное время по окраине достигшего своего предела глетчера позволила сформироваться и занять определенное положение таким ландшафтным зонам, как тундровая, лесная и степная. При смещении климатических зон к северу из-за перемещения полюса или материков и изменения солнечной радиации отступление края мощного ледника неминуемо должно было задерживаться из-за медленности таяния ледяных масс. По этой причине климатические условия в северной Европе, по окраине ледника, могли быть благоприятнее, чем таковые же в средней Европе в былое время, а это вызывало чрезвычайное сужение тундровой зоны, непосредственное соприкосновение лесов с занятыми льдом площадями и, возможно, приближение в известные периоды участков степей по направлению к краю ледника. И действительно, Хюппя (Huyppä, 1933, стр. 28, 29), на основании расчетов Миланковича, приходит к выводу, что момент нахождения края ледника на Карельском перешейке совпал с повышением солнечной радиации. Это и вызвало быстрое распространение лесов в упомянутую область вслед за отступающим ледником. По нашему мнению, нет надобности, как это делает Хюппя, привлекать сюда еще континентальность климата, обусловленную антициклоном над ледником, так как леса одинаково продвигаются к северу и при континентальном и при умеренном морском климате: в первом случае из-за быстрого и глубокого оттаивания вечной мерзлоты летом, а во втором — из-за отсутствия вечной мерзлоты или ее слабого местного развития.

Мы должны остановиться еще на тех представлениях о ландшафте перигляциальной зоны, которые основываются на изучении современного распространения некоторых степных видов и растительных сообществ. Например Гаевский (Gajewski, 1934, стр. 23) считает, что реликтовая ассоциация с *Avena desertorum* и некоторыми другими степными и лесо-степными видами свидетельствует о былом распространении субарктических степей вдоль южной границы ледника, от Сибири до Альп. Это подтверждается тем, что *Avena desertorum* с сопровождающими видами до сих пор произрастают на равнинных и горных степях Сибири, заходя

при этом и на бывшую под ледником территорию. Подпера (Podpéra, 1923, стр. 60, 61) также пишет, что огромные степи в ледниковое время простирались по равнинам северного полушария. Растительность этих субарктических степей будто бы состояла частью из третичных высокогорных элементов, частью из полярных. Из них до сих пор сохранились на приуральских степях и лесостепях виды, перечисляемые в списке Подпера (1923, стр. 45—55). В этом списке мы находим пеструю смесь луговых, степных, альпийских, болотных и скальных видов (числом 92), из которых лишь отдельные альпийцы и болотные формы доходят в настоящее время и в Арктике (*Anemone narcissiflora, Thlaspi cochlearifolium, Lychnis sibirica, Arenaria graminifolia, Aster alpinus*).

Сравнивая эти списки растений так называемых субарктических степей ледникового периода с флорой современных тундр, мы не находим между ними ничего общего (за исключением единичных форм, распространенных и в лесной зоне на песках и обнажениях). Есть немного больше сходства с растительностью современных горных лугов лесного пояса и горных степей. Мы считаем флору современной лесостепи сформировавшейся не на территории перигляциальной зоны, где господствовали тундры с арктической флорой и островные леса, а не степи, но в более южных зонах ледникового времени, в сухих березовых, сосновых и лиственничных лесах. Они включили отчасти элементы межледниковых степей и лиственных лесов и обогатились отдельными представителями альпийских и субальпийских лугов. Последние проникли в них с южносибирских гор (Урал, Алтай), когда горные луга были вытеснены ледниками.

В этом отношении мы несколько приближаемся по своим воззрениям к Крашенинникову (1937, стр. 43, 44), считающему сосново-лиственично-березовую лесостепь Южного Урала и соседнюю лесную область с теми же древесными породами за довольно древние образования. Мы отказываемся только признавать за исходный тип растительности для них плейстоценовые степи (соответствующие отчасти перигляциальным, или субарктическим степям), как это полагает Крашенинников.

Ископаемые остатки степной растительности в отложениях ледникового периода почти совершенно отсутствуют. Настаивать на полном их отсутствии нам мешает находка Полянским вблизи Перемышля двух видов — *Elymus rufus* и *Crambe aspera*, которые Кульчинский (Kulczyński, 1932, стр. 241, 253, 264) относит к понтийским и среднеазиатским галофитам. Плоды этих растений заключались в глинистых и песчаных слоях с обильной дриадовой флорой и фауной моллюсков холодного климата. Возраст упомянутых дриадовых слоев, вероятно, относится к рисскому оледенению, как и слоев с *Elymus rufus* из Англии. Можно ли считать *Elymus rufus* и *Crambe aspera* за свидетелей былых степных ландшафтов на периферии ледника, где они росли вместе с преобладающими арктическими и, особенно, альпийскими формами? Ни в коем случае. *Elymus rufus* в настоящее время растет не только по степным солончакам, но и на солонцеватых лугах побережья Белого моря и на болотах Псковского района без всяких степей, а *Crambe aspera* — растение степных солонцеватых мест и меловых обнажений — в ледниковое время, вероятно, росло также в местах выхода мела и лишь позднее переселилось на степь. Кульчинский (стр. 288) уже не считает ее степняком, но типичным понтийским галофитом. Таким образом и второе растение едва ли может служить надежным доказательством степных ландшафтов в ледниковое время. О том, что среди моховых пространств с арктико-альпийской флорой близ Перемышля могли находиться выходы известковых пород, свидетельствуют обильные остатки таких любящих известь мхов, как *Camptothecium lutescens* — растения известковых скал и почв, и *Scorpidium scorpioides* — обитателя известковистых болот (Wilczek, 1932, стр. 263, 274). Мы представляем себе окрестности Перемышля во время риссa как безлесный ландшафт с моховыми тундрами, гипновыми болотами и выходами известковых пород. На последних и росли такие виды, как *Crambe aspera, Onobrychis montana, Statice armeria, Aster alpinus, Linum extraaxillare, Libanotis montana, Tortella tortuosa, Camptothecium lutescens* и др.

Гамс (Gams, 1934, стр. 2), изучив ископаемую ледниковую флору из Старуни в Галиции, считает, что она свидетельствует о кустарничковых тундрах с *Betula nana*, голубикой и вереском, о дриадовых тундрах, которые сменялись на более сухих местах тундрами с *Thymus sudeticus*, *Thuidium abietinum* и *Entodon orthocarpus*, а на более влажных — тундрами с *Salix reticulata*, *Distichium capillaceum*. Болота, повидимому, обладали лишь слабо щелочной или слабо кислой реакцией и зарастали осоками, *Thalictrum alpinum*, *Camptothecium nitens* и арктоальпийскими видами *Drepanocladus*, *Calliergon*, *Mnium* и *Aulacomnium*. Вблизи ледниковых тундр Старуни, Людвинова, Перемышля и Лейпцига проходила граница хвойных лесов, как свидетельствуют ископаемые остатки ели, лиственницы, кедра и даже сосны из этих пунктов. Ни о каких степных явлениях Гамс не сообщает, и это вполне понятно, потому что растительные остатки из вышеназванных пунктов принадлежат представителям лесной и арктo-альпийской флоры и только немногие из них, будучи известколюбами, способны расти и в степных условиях. Этот вывод подтверждается и Цейнером (Zeuner, 1934), изучившим прямокрылых насекомых из тех же ледниковых отложений Старуни. Все они свойственны альпийским лугам и кустарникам на границе леса или выше ее.

Другая категория доказательств степных ландшафтов в ледниковое и раннее послеледниковое время на территории средней Европы вблизи ледника дана геологами и зоологами, изучавшими лёссовые породы и фауну их. Признавая эоловое происхождение лёсса, считали обязательным признавать и сухость, континентальность климата в период отложения лёсса. Это подтверждалось также остатками степной фауны в лёссе в виде костей и кротовин. Богатство лёсса известью и известковыми отложениями, напоминающими ходы корней дерновинных злаков, как будто также подтверждало выводы сторонников перигляциальных степей.

Гипотеза эолового происхождения лёсса в настоящее время уже не может считаться обоснованной, наоборот, все больше и больше накапливается материалов в пользу водного происхождения его (Соболев, 1937, стр. 583; Пидопличка, 1937, стр. 59). Вместе с тем климатические условия Арктики, вызывающие слабость растительного покрова и существование значительных площадей оголенного субстрата, способствуют проявлению эоловых процессов при отсутствии каких-либо степных ландшафтов, как это мы можем наблюдать в современных тундрах. Обилие извести может быть объяснено или составом материнских пород, из которых образовывался лёсс, или позднейшими воздействиями климата.

Обязательная связь богатых известью грунтов со степными ландшафтами недостаточно обоснована. Мы хорошо знаем, что на известковых породах в лесной зоне произрастают леса и развиваются соответствующие почвы (напр. рендзины) при отсутствии всяких намеков на степные ландшафты. Лишь отдельные любящие известь растения, свойственные и степям, встречаются в этих условиях. Даже в степной зоне еще недавно на меловых выходах находились сосновые леса (горные боры Литвинова). В Арктике (на о. Врангеля) нам пришлось видеть на известковистых суглинках небольшие участки, отдаленно напоминающие степи своим безлесием и преобладанием злаков и полыней в сильно разреженном растительном покрове. Эти злаки — *Deschampsia borealis*, а полыни — *Artemisia glomerata* и *A. Tilesii*. Все три вида принадлежат к типичным представителям арктической флоры и связаны через свои родственные виды с бореально-лесными и альпийскими ландшафтами, но никак не со степями. На более каменистых участках по выходам известковистых пород на о. Врангеля господствуют полигональные тундры (вернее, полигональные полярные пустыни). В переувлажненных, несколько оглеенных почвах всех этих «степей» нельзя было обнаружить и тени сходства с черноземами. Любопытно, что на суглинистых береговых обнажениях в районе известняков о. Врангеля встречалось «степное» растение — *Castilleja pallida*, об условиях произрастания которого в других местностях мы сообщим ниже.

О связи растительности о. Врангеля, находящегося на южной окраине зоны полярных пустынь, с растительностью современных или былых степей

едва ли станут утверждать даже крайние сторонники перигляциальной степной зоны. Нам кажется, что ландшафты зоны полярных пустынь, с их холодным, бедным осадками климатом, переувлажненными почвами, со слабым мохово-лишайниковым и злаковым покровом (*Deschampsia borealis, Vopecurus alpinus*) более сходны с ландшафтами окраины великого ледника, с его перигляциальными наносами, чем ландшафты луговых и иных степей.

На значении смешанной фауны для оценки былых физико-географических условий мы уже останавливались, здесь отметим только, что как раз в лёссовой толще между погребенными почвами отсутствуют ходы землероек (слепыша и суслика). Это, по мнению Пидопличко (1937, стр. 52), объясняется большой невозможностью для грызунов жить на территории отложения лёссов, так как воды, отлагавшие лёссы, заливали норы. Исследование кротовин верхнего яруса лёсса показало, что суслики и слепыши распространились на Украине лишь 4—5 тыс. лет тому назад, после трипольской культуры. Исследования того же Пидопличко (1936, № 12, стр. 120; 1937, стр. 52) в Приазовье свидетельствуют, что были приятные условия для существования степных грызунов (слепыш, суслик, полевки) и сухопутного моллюска *Jaminia tridens* были там лишь в позднейшее четвертичное время, так как древние кротовины обнаружены не глубже 1-й и 2-й перекопамой почвы от поверхности. Эти почвы Пидопличко, в отличие от Кроккоса и Бондарчука, относит к болотным, а не к черноземным. Сам Пидопличко считает, впрочем, что типичные степные животные существовали в Приазовье уже с раннечетвертичного времени, причем они заселяли не только степи, но и долинные болотно-луговые пространства.

Таким образом даже для южной Украины мы не имеем достоверных палеонтологических и палеогеографических указаний на степные ландшафты в ледниковое время. Если мы прибавим к этому еще, что земляные черви (Тихомиров, 1937) достаточно распространены в открытых тундрах современной Арктики, а известковистые корневые ходы будто бы степных злаков, при отсутствии других остатков степных растений, никак не гармонируют с обнаруженной Сукачевым (1937) в лёссе Украины пыльцой лесных пород и кусочками древесины, то приледниковые степные ландшафты сделаются совсем сомнительными.

Взамен перигляциальных степей явно намечается полоса перигляциальных тундр, достаточно обоснованная для стадии вюрма, но, вероятно, следовавшая всем продвижениям края ледникового покрова. При смещении к югу растительность тундр включала те элементы лесов и болот межледникового времени, которые были способны перенести ухудшение климата и приспособиться к новым условиям; при смещении к северу, наоборот, тундры оставляли в лесной зоне свои реликты. Таким образом к нашему времени создалась растительность тундровой зоны из сочетания собственных древнеарктических форм (эоарктических, по Толмачеву), впервые возникших на берингийской суше в третичное время, затем из алтайцев горных стран, не падавших под влияние ледниковых воздействий, наконец, из лесных форм и целых синузий, захваченных в былой лесной зоне. Такие же смещения должна была испытывать и фауна, что вызывало смешение обитателей разных зон, усиливавшееся еще, по сравнению с растительностью, сезонными миграциями животных. При сильном смещении к югу в период наибольшего развития ледников в зону тундр могли попадать растения, ранее имевшие степную растительность, но степная флора могла включиться в арктическую, лишь пройдя фильтр лесной зоны. Поэтому-то мы и не встречаем в тундрах степняков, отсутствующих ныне в лесной зоне. Только немногие формы, обыкновенно причисляемые к степным, но растущие и в лесах, особенно на песках, могли проникнуть в тундры, как и обратно. В качестве примера можно привести *Festuca ovina* s. l., *Arenaria graminifolia, Myosotis sylvatica, Silene otites, Lychnis sibirica*. Таким образом мы трактуем так называемые степные реликты в лесной зоне не как свидетелей былых степных условий на всей территории, ныне занятой лесами и болотами таежной зоны, но как элементы степных лесов, лугов и степей, приспособившиеся к жизни в лесах, особенно в лесах на песках. Такое мнение нам кажется более обоснованным, чем мнение Гроссета (1935,

стр. 221) о степняках в лесной зоне, как реликтах сухих и холодных пребореального и бореального периодов с их фантастическими тундрово-степными и тундрово-лесо-степными ландшафтами.

Другой возможный способ проникновения степняков в пределы лесной зоны, а теоретически и в тундры, — это занос реками, текущими с юга, некоторых степняков, селящихся на сухих береговых обнажениях. Таким способом, напр., в лесную зону Якутии по Лене проникает до Жиганска *Stipa sibirica*, почти до тундры — *Hordeum secalinum*, до лесотундры по всем большим сибирским рекам — луговая *Beckmannia eruciformis*. Этим же способом распространяются почти до тундры альпийцы в роде *Papaver nudicaule* на Лене.

Возможными путями обмена тундровой и степной флор в современное и четвертичное время Стеффен (Steffen, 1938, стр. 189—193) считает высокогорья Центральной Азии, Алтая и Забайкалья, где степи непосредственно граничат с альпийскими формациями, а также долины больших сибирских рек, пересекающих лесную зону и соприкасающихся в своих верховьях со степями и в низовьях с тундрами. Последнее положение он иллюстрирует списками и карточками степных, по его мнению, растений, проникающих по Енисею и Лене до Арктики (напр. *Isatis costata*, *Dianthus Seguieri*, *Trifolium lupinaster*, *Arenaria graminifolia*, *Silene repens*, *Lychnis sibirica*, *Trollius asiaticus*, *Linum perenne*).

Возвращаемся снова к перигляциальным ландшафтам. Они, по нашему мнению, были тундровыми, сменявшимися на юге сосново-березовыми и лиственничными лесами. О тундрах по окраине великого ледника пишут и те исследователи, которые учитывают бесспорное былое существование дриадовой флоры и не охвачены гипнозом каких-то исключительных континентальных климатических условий в ледниковое время. Сторонники резко континентального ледникового климата, могущего, по их мнению, объяснить существование лесостепи, степей и даже пустынь в перигляциальной зоне, упускают из вида одно обстоятельство. При континентальном, холодном климате, подобном хотя бы современному климату северо-восточной Азии, должна была неминуемо возникнуть вечная мерзлота, а тем самым и достаточное увлажнение почвы, благоприятствовавшее лесной и тундровой растительности, но никак не степям. Современные лесостепные ландшафты в южной Якутии обусловлены не столько ее «пустынным» климатом, сколько значительной исконной засоленностью грунтов, выщелачивание которых затруднено непроницаемым горизонтом вечной мерзлоты (Глинка, 1927, стр. 21, 22). Но даже и при этих условиях степные участки весьма незначительны, и засоленность проявляется лишь по долинам рек и озер, где выходят соленосные породы и известняки.

Степные участки на Яне и Индигирке совершенно лишены засоления, находясь на песчаных грунтах. На существование якутских степей и остепненных лугов оказывает большое влияние также и деятельность человека, уничтожающего леса и выпасающего скот. Например, степные участки в долинах верхней Яны и Индигирки, несомненно, возникли в настоящее время под влиянием деятельности человека, что хорошо подтверждается исследованиями Яковлева (1929, стр. 34) и Шумиловой (1938, стр. 66). Однако безлесные степные склоны гор по краям этих долин — первичны и, вероятно, существуют здесь со времени послеледникового термического оптимума, когда степные ландшафты распространялись далеко к северу, соответственно с чем и лесная зона отступала в том же направлении, отделяя, как и теперь, степи от тундр. Не следует забывать, что суша в то время простиралась также ближе к полюсу. В настоящее время даже южная Якутия — типично лесная страна, континентальный климат которой южнее известного предела сказывается главным образом на составе лесов из сосны и лиственницы и на слабом развитии торфяных болот.

Широкое распространение сосны, избегающей мерзлых грунтов, в ледниковое и ранее послеледниковое время свидетельствует о слабом развитии вечной мерзлоты в Европе. Подтверждается это также неарктическим составом ископаемой водной флоры, не гармонирующей с тундровой флорой сухих мест (Gross, 1931, стр. 18; Нуурра, 1933, стр. 6). Наоборот, в Азии в это же время вечная мерзлота

несомненно существовала, если основываться на господстве лиственницы в лесах и на сохранности мерзлых трупов мамонтов. Повидимому, соотношение степени континентальности климата в ледниковое время соответствовало современному. Свободная ото льда часть Европы, находившаяся по соседству с обширными водными бассейнами на юге и западе, имела, вероятно, сравнительно умеренный и влажный климат, способствовавший накоплению ледников, но не допускавший вечной мерзлоты в отдалении от них. Впрочем, Пидопличка (1936, № 2, стр. 113) находит следы былой мерзлоты или погребенного льда в приледниковых озерных отложениях с. Гонцов, которые он относит к ранней фазе отступания днепровского ледникового языка.

Была ли в периглациальной зоне вечная мерзлота или ее не было, все равно и в том и в другом случае не могло существовать условий, благоприятствовавших степным ландшафтам. В непосредственной близости от ледника, на пунктах и на наносах в полосе мертвого льда, вероятно, была полярно-пустынная и тундровая растительность, подобная растительности современной Арктики, находящейся в ледниковом периоде (Гренландия, Новая Земля и др.), но менее обедненная. Вместе с тем нахождение древесных остатков на небольшом расстоянии от ледника свидетельствует, что полоса тундр была неширока и скоро переходила в лесотундру. Это подтверждается наличием в смешанной фауне того времени, напр. в отложениях Гонцовской палеолитической стоянки, костей некоторых лесных животных (рысь, медведь). Какова была ширина полосы тундры и лесотундры в периоды максимального продвижения ледника, сказать трудно.

Рейниг (Reinig, 1937, стр. 101) не совсем последовательно со своими предыдущими высказываниями распространяет вдоль южного края ледниковых полей и глетчеров тундровую зону около 200 км шириной с бесчисленными мелкими убежищами лесных и степных формаций. В Европе, восточной Азии и восточной Америке она, в основном, на юге граничила с лесными областями, которые кое-где включали небольшие участки степей. В Средней Азии и в центральной части Северной Америки, наоборот, обширные степи и полупустыни, а может быть даже пустыни, будто бы непосредственно примыкали к тундрам. Сукачев (1938, стр. 223) считает, что полоса тундровой растительности в разных частях своего протяжения была различной ширины. Очевидно, что она изменялась в зависимости от климатической обстановки, как это мы видим и в настоящую эпоху. Мы можем предположить, что в Европе с ее более морским климатом тундровая зона не была стеснена примыкавшими к ней с юга березово-сосновыми и лиственничными (?) лесами, а в восточной Азии, кроме тихоокеанского побережья, несколько суживалась, охватывая северное побережье материка, не занятое неподвижными фирновыми полями. В западной Сибири, надо полагать, были средние условия, осложнявшиеся значительным развитием водоемов, подпертых ледниками с севера.

Где могла располагаться степная зона в период максимального развития ледников? Южнее современного ее положения, но на более близком расстоянии от края ледника по сравнению с современным ее удалением от тундровой зоны в Европе, потому что должно было сказываться континентальное положение ландшафтных зон того времени, смещенных по направлению к Центральной Азии. Заметим, что современное расстояние от степных участков средней Якутии до северного предела лесной зоны равно приблизительно 800 км, а такое же расстояние в Европе — 1200 км. Остепненные склоны и такие же вторичные долинные луга в северной Якутии (реки Яна и Индигирка) приближаются к тундрам до 300 км (Шелудякова, 1938, стр. 63; Ярошей, 1939, стр. 32). Мы не предполагаем столь близкого нахождения к краю европейско-западносибирского ледника даже остепненных участков, не говоря уже о сплошной полосе степей, потому что нет основательных фактов полагать климат ледникового времени более континентальным, чем климат современной Якутии.

Вероятнее ожидать противоположного, учитывая бесспорное существование в то время местных ледниковых явлений в северо-восточной Азии, между

тем как теперь там ледники неизвестны. Соображения Герасимова и Маркова (1938, стр. 266—269), как и многих других, об особенной континентальности климата по окраине великого ледника и на свободном от льда северо-востоке Азии, при бо́льшей влажности климата на юге нам представляются, во-первых, слишком гипотетичными, а во-вторых, отнюдь не подтверждающими существования степных ландшафтов и тем более целых лесо-степных и степных районов в непосредственном соседстве с лесо-тундровыми по краю ледниковых покровов и щитов. Воздействие вечной мерзлоты в отношении увлажнения почв усиливается по мере понижения температуры ее толщи, что должно было проявиться, если климат северо-восточной Азии в ледниковое время был действительно холоднее современного, как это полагают Герасимов и Марков. Переувлажнение почвы (вероятно, от конденсации парообразной влаги), особенно заметное в холодных континентальных районах, сводит до минимума возможность существования степных явлений.

Из вышеизложенного видно, что сходство и даже родство тундрового и степного ландшафтов ледникового и настоящего времени обосновывались биогеографами лишь наличием немногих представителей современной и ископаемой флоры и фауны, причем ископаемых остатков настоящих степных растений не обнаружено. Прежде чем перейти к разбору упомянутого фактического материала, мы дадим характеристику названных двух типов растительности, чтобы сделать ясным их сходство или отличие на основании строения растительного покрова.

Что такое степь? Краснов (1894, стр. 4) называет степями «незаливаемые водой покрытые травянистою, неприспособленною к засухе, от нее выгорающею и страдающею растительностью, пространства, пригодные для земледелия без орошения, но в естественном своем состоянии отказывающиеся производить деревья и леса». Согласно Шимперу (Schimper, 1898, стр. 176) степи — это ксерофильные травянистые площади (Grasfluren). Травянистые степи по Вармингу (Warming u. Graebner, 1932, стр. 992) — безлесные, заросшие злаками и другими травами обширные равнины. Их более или менее сомкнутый растительный ковер имеет ксерофильный или субксерофильный признак. Более подробно характеризует экологическую обстановку и растительность степи Келлер (1923, стр. 119). Он определяет травяностепной тип «как невысокую более или менее густую растительность многолетних трав, рассчитанных на некоторое среднее увлажнение за счет атмосферных осадков и нормально сохраняющих на себе ассимилирующую листву даже в наиболее жаркое время лета». Среди многолетних трав резко доминируют крупнодерновинные злаки, и густой покров мало благоприятен для развития однолетников и эфемеров, мхов, лишайников и синезеленых водорослей.

Наконец, Алехин (Вальтер—Алехин, 1936, стр. 506, 508) считает степь общим, сборным понятием. Для нее типично присутствие значительного числа дерновинных злаков и более или менее сухолюбивого разнотравья. В экологическом отношении для степей характерны ксерофиты или, лучше сказать, растения, способные переносить засуху.

Таким образом для черноземных степей единогласно признается типичным наличие травянистого покрова, преимущественно из злаков. Большинство отмечает также ксерофильность или способность переносить засуху травянистой растительностью степей. Добавим еще, что основой растительности степей являются понтийские и центральноазиатские флористические элементы.

Что такое тундра? Миддендорф (1867, стр. 698—711), столь подробно описывающий сходство и различие между тундрой и степью, однако не дает обобщенной характеристики первой из них. Подводя итоги описаниям Миддендорфа, мы получаем следующие выводы. Под тундрами нельзя понимать только низменные, покрытые сырыми, трясучими топями равнины; тундры встречаются и на горных местах, особенно на плоских возвышенностях. Типичным, но не абсолютным признаком их следует считать отсутствие деревьев. Растительность тундр совершает свой жизненный процесс под влиянием сильной влажности

воздуха и постоянной влажности ледяной почвы. Растительность тундр однообразна из-за бедности флоры; основу высокой тундры составляют мох и цельные травы (политриховая тундра), а также лишайники (лишайная тундра). Низменная тундра имеет вид плоских равнин с торфяными пластами, зарослями кустистых травами или чащей криворослых кустиков.

Шимпер (1898, стр. 720) считает отличительными признаками тундры, или холодной пустыни, расположенной по ту сторону криволесной древесной растительности, карликовый рост растений, их ясно выраженную ксерофилию,[1] преобладание мхов и лишайников, наконец, неполное покрытие почвы.

По мнению Вармипга (1932, стр. 787), тундры — это безлесные, сходные с болотами растительные сообщества полярного климата.

Так как большинство ботаников-географов в своих определениях тундровой растительности основывалось на положениях Шимпера и Вармипга, мы не будем приводить их характеристики тундр, но остановимся только на определениях позднейшего времени, принадлежащих некоторым русским исследователям Арктики.

Тундровый тип растительности у Сочава (1931, стр. 127) и у Корчагина (1933, стр. 72) обосновывается исконным безлесием, преобладанием арктико-альпийских цветковых растений (кустарников и кустарничков) или мхов и лишайников, особым типом почвообразования. По Городкову (1935, стр. 53), тундровый тип растительности отличается присутствием лишь от одного до трех ярусов (лишайниково-мохового, травянисто-кустарничкового и кустарникового), причем эта малоярусность не первична, но возникла в результате редукции многоярусных лесных и болотных ассоциаций третичного времени как результат неблагоприятной экологической обстановки тундровых местообитаний, в первую очередь, из-за физиологической сухости холодных почв. По флористическому отношению тундры слагаются по преимуществу арктико-альпийскими и бореальными лесными видами.

Сравнивая вышеприведенные характеристики степей и тундр, мы не находим общих признаков, за исключением безлесия, между первично-малоярусными растительными сообществами степей и малоярусными в результате редукции сообществами тундр. Чрезвычайно различна также экологическая обстановка сухих, теплых степей с черноземными и каштановыми почвами и в большинстве случаев избыточно увлажненных, холодных тундр с глеевыми почвами. Растительность тундр легко переносит физиологическую сухость своих холодных местообитаний, между тем как растительность степей нередко засыхает, выгорая в неблагоприятную пору.

Жизненные формы степей и тундр совершенно различны.

Итак, мы должны признать, что по своим экологическим условиям, по строению растительных сообществ, по флористическому составу, по своим почвам современные тундры и степи не имеют сходства. Посмотрим теперь, насколько оправдываются общие генетические истоки названных географических ландшафтов или их близкое соседство в прошлом, подтверждения чего различные авторы ищут в современной флоре Арктики. А. Толмачев (1927, стр. 698) прямо утверждает, что существенная доля арктической флоры имеет степное происхождение, причем проникновение степняков (низинных и горных) относится в основном к ксеротермическому периоду послеледникового времени. В другой своей работе Толмачев (1932, стр. 66) подозревает, что непосредственно после своего появления степные элементы играли еще бо́льшую роль в Арктике, чем теперь. С ним соглашается Лавренко (1933, стр. 90, 91, 94), который, не считая всю арктическую флору дериватом степной флоры Центральной Азии, однако находит определенную связь ее со степными циклами форм центральноазиатского центра. В течение вюрма арктическая полоса и степь или непосредственно сходились или были настолько близки, что был возможен обмен арктических и степных эле-

[1] В изданиях 1935 г. (Schimper, 1935, II, стр. 1223) этот физиологический признак заменен морфологическим — склеро- и микрофилией.

ментов. Иначе сказать, по окраине материкового ледника арктические животные и растения смешивались со степными формами (перигляциальные степи).

О некотором числе степных растений в тундрах сообщает Стеффен (Steffen, 1924, стр. 12; 1938, стр. 177—182). Он объясняет присутствие этих типичных обитателей понтийской и центральноазиатской степных областей некоторыми сходными экологическими факторами степи и тундры, а именно безлесием, крайней сухостью местообитаний и кратким вегетационным периодом.

Таким образом Толмачев пишет о существенной доле степных видов в арктической флоре, а Стеффен, наоборот, отмечает их немногочисленность, объясняя это не физико-географическими причинами, но лишь тем, что степи и тундры отделены стеной лесного пояса. Основываясь на списках названных авторов, попробуем представить действительное число видов, обладающих тундрово-степным (аркто-степным) ареалом.

Толмачев (1927, стр. 707, 708; 1932, стр. 24, 65, 66), выделяя во флоре Арктики арктическо-степную географическую группу растений, упоминает в качестве примеров лугово-степных (лесо-степных) форм лишь *Cerastium maximum*, *Lychnis sibirica*, *Silene chamarensis*, а из нагорно-степных арктические *Astragalus* и *Oxytropis*, а также *Senecio resedifolius*.

Лавренко (1933, стр. 78—85) перечисляет следующие виды с аркто-степной дизъюнкцией ареалов: *Carex supina*, *C. stenophylla*, *Agropyrum cristatum*, *Avena Schelliana*, *Sisymbrium junceum*, *Astragalus hypoglottis*, *Anemone sylvestris*, *Linum perenne*, *Senecio campestris*, *Myosotis sylvatica*, *Pedicularis comosa*.

У Стеффена (1924, стр. 12) мы находим список таких степных евро-азиатских растений в Арктике: [1] *Carex stenophylla*, *C. supina*, *Beckmannia eruciformis*, *Arenaria graminifolia*, *Silene otites*, *Anemone sylvestris*, *Trifolium lupinaster*, *Schivereckia podolica*, *Linum perenne*. Кроме того, под сомнением еще *Senecio campestris* и *Androsace septentrionalis*.

В другой работе Стеффен (Steffen, 1935, стр. 345) пишет об очень интересной группе растений, которые свойственны как степи, так и тундре. Хотя они и не составляют особого флористического элемента в географическом или генетическом смысле, но заслуживают внимания, имея общие черты в своем распространении и в своих экологических требованиях. Стеффен называет их субарктическими степными растениями. Они представляют параллель к установленным ранее Энглером и Ерош альпийским и субальпийским степным растениям. Вот их список: *Ajuga pyramidalis*,[1] *Allium strictum*, *Androsace septentrionalis*, *Anemone narcissiflora*, *A. patens*, *A. sylvestris*, *A. vernalis*, *Arenaria graminifolia*, *Aster alpinus*,[1] *Beckmannia eruciformis*, *Carex capillaris*, *C. obtusata*, *C. pediformis*,[2] *C. siccata*,[3] *C. stenophylla*, *C. supina*,[4] *Cotoneaster nigra*, *Dianthus Seguieri*, *Draba nemorosa*,[2] *Dracocephalum Ruyschiana*,[2] *Hierochloa odorata*, *Lappula deflexa*, *Linum perenne*, *Lupinus perennis*,[3] *Myosotis alpestris*,[1, 6] *Oxytropis campestris*,[4] *Potentilla multifida*,[1] *P. sibirica*,[2] *Primula sibirica*,[6] *Schivereckia podolica*,[2] *Senecio campestris*, *Silene otites*, *Trifolium lupinaster*.[5] [[1] Более субальпийское или альпийское, чем субарктическое. [2] Только слаб.-субальпийское. [3] Степное растение в Америке. [4] Идет далеко в Арктику. [5] Только в незначительной степени степное растение. [6] На Абканской и Алтайской степях, по Принтцу (1921). — Примеч. Стеффена.]

В своей позднейшей работе Стеффен (Steffen, 1938, стр. 182—186) дополняет списки общих для степей и тундр растений еще следующими видами: *Koeleria gracilis*, *Poa attenuata*, *P. bulbosa*, *Lloydia serotina*, *Veratrum Lobelianum*, *Polygonum divaricatum*, *P. viviparum*, *Lychnis sibirica*, *Silene repens*, *S. pauciflora*, *Arenaria capillaris*, *Moehringia lateriflora*, *Androsace septentrionalis*, *Primula sibirica*, *Trollius asiaticus*, *Aconitum septentrionale*, *Delphinium elatum*, *Paeonia anomala*, *Erysimum hieracifolium*, *Myssum Fischerianum*, *A. sibiricum*, *Draba repens*, *Isatis costata*, *Potentilla fruticosa*, *P. stipularis*, *P. sericea*, *Spiraea salicifolia*, *Astragalus aboriginorum*, *Castilleja pallida*, *Aster sibiricus*, *Senecio campestris*.

[1] Мы исключаем из своего рассмотрения американские растения, потому что не имеем остаточного фактического материала о их распространении.

Из приведенных списков, к которым можно было бы прибавить еще несколько видов (вроде *Thlaspi cochleariforme*), причислявшихся разными авторами к аркто-степным, мы рассмотрим лишь действительно доходящие до тундровой зоны на равнинах. Явных альпийцев, как, напр., *Anemone narcissiflora*, *Aster alpinus*, *Senecio resedifolius*, *Oxytropis campestris*, мы опускаем из своего разбора. Так же точно мы не будем касаться видов, только отсутствующих в Арктике, как *Anemone patens*, *A. vernalis*, *Carex capillaris*, *C. obtusata*, *Hierochloe odorata*, *Koeleria gracilis*, *Lappula deflexa*, *Trifolium lupinaster*, *Pedicularis comosa*, *Poa bulbosa* и др. К исключаемым видам следует причислить, очевидно, также и не степные, но лесные и лугово-лесные формы, частью заходящие в Арктику, частью там отсутствующие, как то: *Moehringia lateriflora*, *Trollius asiaticus*, *Aconitum septentrionale*, *Delphinium elatum*, *Paeonia anomala*, *Spiraea salicifolia*. Наконец, явно ошибочно отнесены к степным видам такие арктоальпийцы, как *Lloydia serotina*, *Veratrum Lobelianum*, *Polygonum viviparum*, *Silene pauciflora*.

После этого отбора остается следующий список: *Agropyrum cristatum*, *Avena Schelliana*, *Beckmannia cruciformis*, *Carex stenophylla*, *C. rupestris*, *Arenaria graminifolia*, *Cerastium maximum*, *Lychnis sibirica*, *Silene [illegible]*, *Anemone sylvestris*, *Schivereckia podolica*, *Sisymbrium junceum*, *Astragalus hypoglottis*, *Linum perenne*, *Myosotis sylvatica*, *Castilleja pallida*, *Galium verum*, *Senecio campestris*. Все перечисленные виды понимаются в широком объеме.

1) *Agropyrum cristatum* P. B. Этот понтийско-центральноазиатский степной злак неизвестен в тундрах, но сравнительно близко подходит к ним в Якутии, будучи обнаружен в окрестностях Верхоянска и на средней Лене и Индигирке по известняковым скалам. Сукачевым (1914, стр. 8) определен в растительных остатках пищи из мерзлого мамонта, найденного в бассейне Колымы, в пределах лесной зоны. Современных сборов *A. cristatum* с Колымы мы не имеем, но вполне возможно его нахождение на верхнем и среднем течениях этой реки.

2) *Avena Schelliana* Hack. В тундровой зоне неизвестен. Крайние северные местонахождения относятся к степному району Якутии на средней Лене, где он растет на остепненных лугах, на карбонатных солончаках и в светлых лиственничных лесах. Близкий вид (*Avena dahurica* Kom.) встречается в дальневосточной лесотундре, в бассейне Пенжины и Анадыря, доходя до центральной части гор системы Анадырского хребта. Здесь он растет по сухим, почти обнаженным от дерна горным тундрам на перевалах, в кустарниках и в лиственных рощах речных долин. На Камчатке и в горной Якутии — это обычное растение субальпийских, суходольных и приречных лугов, а в Забайкалье — еще степных лугов и светлых лесов. На Сахалине *Avena dahurica* обитает на песчаных лишайниковых местах. Таким образом наше растение трудно причислить к степным, правильнее считать его обитателем горных лугов и горных речных долин, сохранившимся в своеобразных условиях горно-тундровой зоны Дальнего Востока с третичного времени. Весьма близкий к нему вид (*Avena planiculmis* Schrad.) растет на лугах лесного пояса южноевропейских и малоазиатских гор.

3) *Beckmannia cruciformis* Host. Отнесение этого широко распространенного в северном полушарии злака к аркто-степным несостоятельно по двум причинам: во-первых, он едва заходит в Арктику лишь по долинам больших северных рек и, во-вторых, *B. cruciformis* не принадлежит к растениям степей. Она встречается как в степной зоне по сырым и солонцеватым долинным лугам, так и в лесной, также на заливных лугах и по окраинам болот. Обнаружено в остатках пищи мамонта с р. Березовки.

4) *Carex stenophylla* Whg. Ссылка на этот [illegible] и альпийско-степной цикл форм понтийской и центральноазиатской области [illegible] несостоятельна, потому что самое северное местонахождение *C. duriuscula* C. A. M. (секция *Boernera* V. Krecz.) известно лишь для степных участков Якутии близ Верхоянска. Все указания на *C. stenophylla* в Арктике относятся к виду *Carex incurva* Lightf. (секция *Olotrema* V. Krecz.), широко распространенному на песках, на щебнистых и иных обнаженных субстратах тундровой зоны.

5) *Carex supina* Wbg. — это единственный бореальный вид, обладающий разобщенным аркто-степным ареалом, но и то *Carex Korshinskii* Kom., едва отличающаяся от степной *C. supina*, растет на юге лесной зоны Дальнего Востока, по лужайкам на песках речных долин, по приморским дюнам, в светлых дубовых лесах и кустарниках. В степной зоне Европы *C. supina* также явно тяготеет к легким песчаным грунтам, заходя в сосновые боры и березняки на песках; то же происходит и на Кавказе. В Якутии *C. supina* указана для степных участков и сухих сосновых боров средней Лены; недавно она обнаружена на остепненных луговых террасах в верхнем течении Яны (Яровой) и Индигирки (Шелудякова). В Гренландии *C. supina* обитает по лишайниковым тундрам с песчаными и каменистыми почвами; немногие нахождения ее в бассейне Анадыря также относятся к песчаным не вышенным террасам р. Белой. Известно наше растение и на Аляске (Porsild, 1939, стр. 201). Столь обширный и разорванный горными и морскими пространствами ареал *C. supina* не может быть объяснен ее позднейшим распространением из понтийской или центральноазиатской областей в течение керотермического периода, как это полагает Лавренко (1933, стр. 81). Мы считаем эту осоку растением третичных и межледниковых светлых лесов, сухих приречных и горных лугов, а также, вероятно, и степей. Дифференциация и разобщение местообитаний наступили в четвертичное время под воздействием ледника (Hultén, 1937).

6) *Arenaria graminifolia* Steud. Представление о разъединенности степного и арктического ареала этого растения песчаных грунтов неправильно. Оно встречается и в пределах лесной зоны повсюду в сосновых борах, связывая тем самым степные и тундровые местообитания. Мы считаем *A. graminifolia*, *Castilleja pallida*, *Lychnis sibirica*, *Polygonum Laxmanni* реликтами березово-сосновых и лиственничных лесов ледникового времени, проникшими позднее на пески и обнажения южной окраины Арктики.

7) *Cerastium maximum* L. отнесено к аркто-степным растениям по недоразумению. Это — обитатель влажных долинных лугов (в том числе и вдоль горных речек) и окраин болот лесной зоны Сибири. Лишь в Якутии *C. maximum* встречается и на остепненных лугах. В Арктике *C. maximum* растет на тундровых лужайках по крутым склонам.

8) *Lychnis sibirica* L. Это распространенное в восточной Сибири растение сосновых и лиственничных лесов на песчаных и каменистых почвах по скалистым и глинистым обрывам речных долин доходит до тундровой зоны. В южной Сибири встречается также на щебенчатых степных склонах и на сухих долинных лугах. К западу от Енисея известно в сосновых борах лесостепи и на сухих склонах (в том числе и степных) невысоких гор Южного и Среднего Урала. Попадается на береговых обнажениях Оби, в пределах лесной зоны, а в тундре изредка растет на развеянных песках, доходя на запад до низовьев Печоры. Ни в коем случае не может быть отнесено к растениям с аркто-степной дизъюнкцией.

9) *Silene otites* Sm. Подобно *Arenaria graminifolia* растет главным образом в степной зоне, особенно на песчаных почвах, но встречается и в лесной зоне в сосновых борах, по песчаным и известковистым обнажениям. На обрывах коренного берега, вероятно будучи занесено рекой, *Silene otites* (*S. polaris* Kleop.) известна на Енисее близ Дудинки даже в лесотундре. Той же причиной объясняется нахождение сходной по экологии *Isatis costata* близ Дудинки и Толстого носа на Енисее. Вообще же в Арктике оба растения отсутствуют.

10) *Anemone sylvestris* L. Мы могли бы не рассматривать этого вида, так как он неизвестен в тундровой зоне, хотя и близко приближается к ней, напр. по береговым обнажениям Лены вплоть до Булуна. То же наблюдается и в Европе, где, кроме того, *A. sylvestris* растет также в светлых лесах, в кустарниках и по лугам, на юге лесной зоны и в лесостепи.

11) *Schivereckia podolica* Andrz. Кроме каменистых местообитаний в степной зоне этот скальный (не степной) вид встречается на скалах по нижнего Урала, доходя на север до верховьев Северной Сосвы. Кроме того, он указан на южном острове Новой Земли. Мы не сомневаемся в ошибочности определения для последней местности, хотя и не могли проверить это по гербарию за отсутствием его.

Такой же ошибкой в определении мы объясняем указание Стеффеном *Potentilla sericea* на Новой Земле.

12) *Sisymbrium junceum* M. B. Основываясь на карте Н. Буша (1913, стр. 147), можно считать ареал этого растения хорошим примером аркто-степного разъединения. Лавренко даже помещает карту Буша в своей работе. Однако проверка фактического материала показала, что названная карта ошибочна. Никаких находок *S. junceum* в тундровой зоне нет. Дубликаты сборов Чекановского, сделанных на берегу Лены в лесной зоне Якутии, несколько севернее ее степных участков, были ошибочно отнесены в тундру низовьев Лены и Оленька. Траутфеттер (Trautvetter, 1877, стр. 24), обрабатывавший сборы Чекановского, упоминает лишь об одном пункте для *S. junceum*, а именно, между Чиримый-Хая и Баханай на Лене, южнее Жиганска. Мы в 1951 г. также не находили *S. junceum* на Лене ниже Жиганска. Экземпляры Шахурдина с Лены севернее Якутска, несомненно, собраны в лесной зоне, так как они не могли находиться в цветущем состоянии в тундровой зоне 6 июня ст. ст. Все экземпляры Августиновича с Колымы собраны южнее устья Омолона, т. е. в пределах лесной зоны, на прибрежных скалах. Таким образом это растение понтийских и центрально-азиатских степей, заходящее в лесную зону по сухим каменистым и песчаным обрывам вдоль рек, должно быть исключено из списка обитателей тундр.

13) *Astragalus hypoglottis* L. Лавренко (1933, стр. 85), указывая на арктическое нахождение этого астрагала, ссылается на экземпляр Мельникова из Нижне-Колымска, опубликованный Юринским. Мы не могли проверить определение Юринского, так как гербарий Мельникова находится в Якутске, но мы не сомневаемся в ошибочности этого определения, как и некоторых других определений Юринского. *A. hypoglottis* не выходит за пределы степных участков и соседних им лесов даже в южной Якутии. Кроме того заметим, что Нижне-Колымск находится еще в пределах лесной зоны.

14) *Linum perenne* L. Включение этого вида, едва заходящего в тундровую зону по горам (напр. на Полярном Урале), в число аркто-степных — неправильно. Это — явный альпиец, на юге своего ареала спускающийся и в степи.

15) *Myosotis sylvatica* Hoffm. Этот вид, весьма обыкновенный на европейских и азиатских альпах (*Myosotis alpestris* Schmidt), принадлежит к явным альпийцам, проникшим, с одной стороны, на влажные степи, на сухие луга и в светлые леса и кустарники лесной зоны, а с другой — на тундровые лужайки.

16) *Castilleja pallida* Kunth. Довольно обычное растение сухих сосновых и лиственничных лесов, сухих лугов и степей, а также каменистых и иных обнажений во всей северо-восточной Азии. Заходит в Арктику вплоть до Анадырского хребта и о. Врангеля, а на западе встречается на песках южного Ямала и Колгуева. В западной половине своего ареала заходит в лесную зону лишь в южной части ее, встречаясь здесь в сосновых и березовых лесах с песчаными почвами и на сухих лугах. По Уралу, где *C. pallida* растет и по сухим каменистым обнажениям, и на береговых галечных лужайках, и на местах долгого залеживания снега, она связывает степные и лесо-степные местообитания с тундровыми. Будучи растением светлых сухих лесов и открытых травянистых или обнаженных пространств, *C. pallida*, вероятно, в период березово-сосновых лесов пребореального времени была распространена и в Европе так же широко, как теперь в северо-восточной Азии.

17) *Galium verum* L. Это распространеннейшее растение степей Европы и Азии имеет некоторое сходство по ареалу с *Castilleja pallida*, заходя, однако, в тундровую зону лишь по ее скраине там, где имеются сухие, особенно щебенчатые обнажения. В лесной зоне северо-восточной Азии *G. verum* часто попадается на береговых обрывах, галечниках и на сухих лужайках речных долин. В лесной зоне Европы это растение распространено, но в меньшей степени, в таких же условиях, а также по сухим вторичным лугам и по обнаженному человеком сухому субстрату. В леса почти не заходит. Весьма сходно по своему ареалу и по экологии с ним *Erysimum hieracifolium*, но только шире распространено, чем *G. verum*.

18) *Senecio campestris* D. C. Этот сложный и плохо изученный цикл бореальных видов, повидимому, по своему происхождению субальпиец еще третичных гор, позднее широко расселившийся по луговым степям, сухим лугам лесной зоны, по светлым лиственным лесам и по сухим тундрам и тундровым лужайкам. Его современный ареал сходен с ареалом двух предыдущих видов, особенно с *Castilleja pallida*.

Анализируя наш список, мы должны отметить в нем значительную группу растений, отнесенных к степным, но которая, по нашему мнению, должна быть причислена к так называемой бетулярной флоре, возникшей еще в третичный период в субальпийских условиях и позднее широко распространившейся в березово-сосновых лесах пребореального времени (Клеопов, 1938, стр. 23, 24). Упомянутые растения характеризуют не только степи, но и светлые леса, субальпийские луга и приречные лужайки. Считать их реликтами периглациальных степей неправильно.

По своим воззрениям на происхождение арктических животных и растений весьма близки к упомянутым выше ботаникам некоторые современные зоогеографы, как, напр., Тугаринов, Рейниг, Кузнецов.

Тугаринов (1929, стр. 675, 679), основываясь на палеонтологических и зоогеографических материалах, считает основным центром возникновения арктических животных область былой Берингии, где леса и прерии в течение четвертичного периода сменились ксерофитными степями. Лесные острова сохранялись лишь в долинах. С увеличением суровости климата ксерофитно-арктическая полупустыня превратилась в тундру, а животное население частью вымерло, частью эмигрировало, частью приспособилось. Кузнецов (1938, стр. 57—59) не соглашается с этим выводом Тугаринова, так как не считает фауну ископаемых четвертичных млекопитающих в основном за фауну открытых пространств, но соглашается с тем, что примордиально-арктическими являются ксерофитные и степные формы (ангарского происхождения). Подтверждением этой мысли служит сходство фауны современных арктических чешускрылых с фауной Центральной Азии. Рейниг (Reinig, 1937, стр. 106), который в своих выводах основывается почти исключительно на чужих материалах, также пишет, что наибольшую часть современных арктических животных и растительных форм тундре дали прежде всего высокие горы Азии, вместе со степями.

Изучая работы зоогеографов, трактующих о происхождении фауны Арктики, нельзя не подивиться поистине странному вниманию, которое уделяется ничтожному количеству форм, близких к степным (к тому же часто с бо́льшим правом могущих быть отнесенными к альпийским), и, наоборот, пренебрежению к животным бореально-лесным и иным. Мы не можем заниматься здесь этим вопросом, обратим внимание зоологов лишь на присутствие бурого медведя в тундрах Чукотской земли, на россомаху в тундрах западной Сибири, причем оба эти животные доходят до самого побережья Ледовитого океана. Какой ландшафт восстановил бы зоогеограф упомянутого толка для современного побережья Чукотского полуострова, получив хотя бы с мыса Шмидта (он же Северный и Иркайний) смесь костей белого медведя, бурого медведя и суслика, ныне проживающих там в непосредственном соседстве? Вероятно, по традиции, идущей со времен Неринга, — степной, тогда как очевидец не найдет на Чукотской земле и следа степного ландшафта, которого там, конечно, никогда и не было, учитывая несомненную для нас древность тундровых условий в области северной Берингии.

Из нашего обзора ясно видно, какими ничтожными фактическими материалами подтверждают свои соображения сторонники былого соседства степей и тундр. Это мнение основано на традиционном, но достаточно сомнительном представлении о крайней сухости климата в ледниковое время по окраине ледника, сухость, вызвавшей аридные ландшафты лёссовых степей и даже пустынь. Зоологи имели еще некоторое основание поддерживать это мнение, находя остатки степных животных в смеси с тундровыми в отложениях ледникового времени, хотя и среди зоологов находились и находятся люди, весьма осторожно восстанавливавшие былые ландшафты по остаткам отдельных немногочисленных живот-

ных. При этом, опять-таки по традиции, при восстановлении ландшафта вопреки известным фактам смешения фаун в настоящее время, отдавали предпочтение степям. Ботаники находились в наихудшем положении, потому что ископаемых остатков степных растений не обнаруживалось, в отличие от довольно богатых находок аркто-альпийской флоры, но традиционное мнение об аридных условиях в перигляциальной области заставляло и ботаников, вопреки наблюдающимся фактам, восстанавливать степи там, где их не существовало. При этом извращенное положение географических зон подтверждали анализом ареалов современных степных растений в Европе, упуская из виду, что эти же растения в Азии оказываются сплошь и рядом вовсе не степными. На возможность такой ошибки указывает Гультен (Hultén, 1937, стр. 6, 7). Он пишет, что при изучении лишь части ареала растение, встречающееся в степях южной Европы, может быть легко отнесено к группе южных степных растений, хотя в восточной Сибири оно встречается от арктического побережья до Китая. Можно не говорить снова о тех многочисленных ошибках, которые допускались при описаниях распространения нужных растений. Явно несостоятельные утверждения о близости современной арктической и степной флоры и фауны, а значит, и близости их происхождения, подтверждались отсутствием торфяных болот в ледниковое и ближайшее послеледниковое время, что как будто указывало на степные условия в перигляциальной области. Это отрицательное доказательство, особенно при наличии остатков тундровых и альпийских растений, лишь подтверждало существование в указанное время именно тундр, но традиционное представление о тундрах, как о торфяных болотах, и здесь брало верх у некоторых исследователей, не знакомых с ландшафтами тундровой зоны.

Анализ так называемых степных растений в тундрах показал, что все они (за исключением *Carex supina*) или не встречаются в тундровой зоне или, заходя в Арктику на крайнем юге, одновременно распространены в лесной зоне. К этим бореальным формам, свойственным степям, лесам и тундрам, мы должны прибавить еще одну группу видов, обыкновенно не причисляемых к аркто-степным, но растущих и в степях и в тундрах. Это — некоторые аркто-альпийцы. Их присутствие вместе с альпийцами на равнинных и предгорных степях, особенно выраженное в Сибири на каменистых степных участках Урала, Забайкалья и Хакассии (Ревердатто, 1934) служило одним из доказательств теории Литвинова об общности происхождения степных и альпийских растительных сообществ.

Спустившись в ледниковый период на равнины и предгорья, альпийцы в небольшом числе сохранились там до нашего времени на каменистых степных участках (напр. *Hedysarum obscurum*, *Dryas octopetala*, *Papaver nudicaule*, *Potentilla nivea*, *Thlaspi cochleariforme* на степных склонах центральной Сибири). Вместе с тем эти альпийцы распространялись и на равнинные тундры Севера. В горах современной Арктики они, возможно, существовали с третичного времени, пережив на месте ледниковый период. Это предположение подтверждается тем, что Арктика почти не имеет общих с центрально-азиатскими горами видов из родов *Astragalus* и *Oxytropis*. О возможности приспособления высокогорных растений Центральной Азии, с одной стороны, к степям, а с другой, о возможности переселения их в Арктику пишет и Стеффен (Steffen, 1938, стр. 190). Добавим еще, что некоторые аркто-альпийцы и альпийцы равным образом встречаются и в лесной зоне на обнажениях и в сосновых и лиственничных лесах, особенно на известковой или песчаной почве (напр. *Papaver nudicaule*, *Arctous alpina*, *Aulacomnium turgidum*, *Cetraria cucullata* в лесах Якутии). Чисто арктических видов в степях не встречается; они проникают лишь в лесную зону.

Из факта отсутствия типичной арктической флоры в степях и степной в тундрах мы должны сделать заключение, лишний раз подтверждающее то, что степи и тундры (а также лесостепь и лесотундра) никогда не соприкасались, а всегда были отделены полосой лесов. Это относится как к ледниковому периоду, так и к ксеротермической эпохе. Такой вывод должен быть сделан и логически сторонниками смещения полюсов или материков. Между тем из них лишь один Стеффен (1938, стр. 194) оказывается последовательным в этом отношении, говоря

о существовании одинакового с современным чередования растительных зон по окраине прежнего великого оледенения. Защищать какие-то исключительные, ныне на земном шаре не наблюдаемые, физико-географические условия могут лишь некоторые сторонники постоянства полюсов, к которым мы не принадлежим. Мы считаем, что законы зонального распределения растительности, по крайней мере за время господства покрытосеменных, т. е. в третичный и четвертичный периоды, обусловливали сходную с современным последовательность в чередовании ландшафтов, а ледниковые явления вызывали лишь смещение растительных и вообще ландшафтных зон. От этого последнего, понятно, при миграциях несколько менялись и флористический состав и площадь разных зон, но их экологическая обстановка и господствующий тип растительности в общем сохранялись, отнюдь, конечно, не представляя тождества с современными.

ЛИТЕРАТУРА

Браунер А. О «смешанности» ископаемых фаун. Природа, 1934, № 11, стр. 92—93. — Буш Н. *Cruciferae*. Флора Сибири и Дальнего Востока, вып. 1, 1913. — Вальтер Г. и Алехин В. Основы ботанической географии. Москва, 1936. — Гаммерман А. Ф. Результаты изучения четвертичной флоры по остаткам древесного угля. Тр. II Междунар. конгр. Асс. по изуч. четвертичного периода Европы, V, 1934, стр. 66—74. — Герасимов Д. А. К вопросу об изменении ландшафта в послеледниковую эпоху. Почвоведение, 1936, № 2, стр. 203—210. — Герасимов И. П. и Марков К. К. Палеогеография ледникового периода на территории СССР. Изв. Акад. Наук СССР, Отд. математ. и естеств. наук, 1938, № 2—3, стр. 251—272. — Глинка К. Д. Очерк почв Якутии. Якутия. Сб. статей. Лгр., 1927, стр. 1—34. — Городков Б. Н. Растительность тундровой зоны СССР. Лгр., 1935. — Громов В. И. Геология и фауна палеолитической стоянки Афонтова гора. II. Акад. Наук СССР. Тр. Комиссии по изуч. четвертичного периода, I, 1932, стр. 145—184. — Гроссет Г. О возрасте реликтовой флоры равнинной Европейской части СССР. Землеведение, 37, вып. 3, 1935, стр. 185—234. — Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. Изд. Акад. Наук СССР, 1939. — Келлер Б. А. Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь. Воронеж, 1923. — Клеопов Ю. Д. До історії рослинного вкриття України. Четвертинний період, 1931, вып. 1—2, стор. 123—151. — Клеопов Ю. Д. Реликты во флоре широколиственных лесов Европейской части СССР. Бот. инст. Акад. Наук СССР. Проблемы реликтов во флоре СССР, II, 1938, стр. 16—25. — Корчагин А. А. Об основных понятиях тундроведения. Сов. бот., 1933, № 2, стр. 67—74. — Краснов А. Н. Травяные степи северного полушария. Изв. Общ. любит. естествозн., антропол. и этнограф., 84, 1894. — Крашенинников И. М. Анализ реликтовой флоры Ю. Урала, в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена. Сов. бот., 1937, № 4, стр. 16—45. — Кроко с В. И. Материалы для характеристики четвертичных отложений восточной и южной Украины. Матеріали дослідження ґрунтів України, вып. 5, 1927. — Кузнецов Н. Я. Арктическая фауна Евразии и ее происхождение. Тр. Зоолог. инст. Акад. Наук СССР, V, вып. 1, 1938. — Кузнецов-Угамский Н. По поводу «смешанных» ископаемых фаун. Природа, 1934, № 8, стр. 73—74. — Лавренко Е. М. Про деякі взаємовідношення між третинною та сучасною флорою протягом четвертинного періоду. Четвертинний період, 1933, вип. 7, стор. 77—98. — Лавренко Е. М. История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений. Растительность СССР, т. I, 1938, стр. 235—296. — Мензбир М. А. Очерк истории фауны Европейской части СССР. Москва, 1934. — Миддендорф А. Путешествие на север и восток Сибири, ч. I, отд. IV. Растительность Сибири. 1867, стр. 491—758. — Паллас П. С. Путешествие по разным провинциям Российского Государства. III, ч. 1. 1788. Перев. В. Зуев. — Пидопличка И. Г. Нахождение «смешанной» — тундровой и степной — фауны в четвертичных отложениях Новгород-Северска. Природа, 1934, № 5, стр. 80—82. — Пидопличка И. Г. Фауна Гонцовской палеолитической стоянки. Природа, 1936, № 2, стр. 113—116. — Пидопличка И. Г. К вопросу о палеонтологических находках в Приазовье. Природа, 1936, № 12, стр. 117—120. — Пидопличка И. Г. Происхождение лёсса юга СССР в палеонтологическом освещении. Природа, 1937, № 3, стр. 48—60. — Пидопличка И. Г. Новые данные о новгород-северской «смешанной» фауне. Природа, 1938, № 4, стр. 116—119. — Реверда тто В. В. Ледниковые реликты по флоре Хакасских степей. Тр. Томск. Гос. унив., 86, 1934, стр. 1—9. — Соболев С. С. Новые данные по истории развития рельефа и генезису лёссов юга Европейской части Союза ССР. Почвоведение, 32, 1937, стр. 580—583. — Соколов Н. А. К истории причерноморских степей с конца третичного периода. Почвоведение, VI, 1904, стр. 105—124, 197—220. — Сочава В. Б. Некоторые основные понятия и термины тундроведения. Журн. Русск. бот. общ., XVI, 1931, стр. 125—135. — Сукачев В. Исследование растительных остатков из пищи мамонта, найденного на реке Березовке Якутской области. Научн. результ. экспедиции, снаряженн. Академией Наук для раскопки мамонта, III, 1914. — Сукачев В. Н. История растительности СССР во время плейстоцена. Растительность СССР, т. I, 1938, стр. 183—234. — Сукачев В. Н. и Долгая З. К. Об ископаемых растительных остатках в лёссовых породах в связи с их происхождением. Докл. Акад. Наук

СССР, XV, 1937,, стр. 183—189. — Сушкин П. П. Зоологические области средней Сибири и ближайших частей нагорной Азии и опыт истории современной фауны Палеарктической Азии. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, отд. биологич., Нов. серия, XXXIV, 1925, стр. 7—86. Тихомиров Б. А. Об условиях обитания дождевых червей в тундровых почвах. Природа, 1937, № 5, стр. 52—58. — Толмачев А. И. О происхождении тундрового ландшафта. Природа, 1927, стр. 695—718. — Толмачев А. И. Флора центральной части восточного Таймыра. Акад. Наук СССР. Тр. Полярной комиссии, 8, 1932, стр. 1—126. — Тугаринов А. Я. О происхождении арктической фауны. Природа, 1929, стр. 653—680. — Тугаринов А. Я. К характеристике четвертичной орнитофауны Сибири. Акад. Наук СССР. Тр. Комиссии по изуч. четвертичного периода, I, 1932, стр. 115—130. — Тугаринов А. Я. Опыт истории арктической фауны Евразии. Тр. II Междунар. конфер. Асс. по изуч. четвертичного периода Европы, V, 1934, стр. 55—65. — Тюлина Л. Н. Лесная растительность Хатангского района у ее северного предела. Тр. Арктич. инст., LXIII, 1937, стр. 83—180. — Черский И. Д. Описание коллекции послетретичных млекопитающих животных. Прилож. к LXV т. «Зап. Акад. Наук», № 1, 1891. — Шарлемань Н. О «смешанной» фауне в четвертичных отложениях Новгород-Северска. Природа, 1934, № 11, стр. 94—95. — Шелудякова В. А. Растительность бассейна реки Индигирки. Сов. бот., 1938, № 4—5, стр. 43—79. — Яровой М. И. Растительность бассейна р. Яны и Верхоянского хребта. Сов. бот., 1939, № 1, стр. 21—40. Auer V. Verschiebungen der Wald- und Steppengebiete Feuerlands in postglazialer Zeit. — Soc. geograph. Fenniae. Acta geographica, 5, № 2, 1933, SS. 1—313. — Firbas F. Ueber die Bestimmung der Walddichte und der Vegetation waldloser Gebiete mit Hilfe der Pollenanalyse. Planta, 22, 1934, SS. 109—115. — Firbas F. Die Vegetationsentwicklung des Mitteleuropäischen Spätglazials. Bibliotheca botanica, 112, 1935. — Gajewski W. Avenetum desertorum, a monographical study. Bull. intern. de l'Acad. Polonaise des sciences et des lettres, cl. d. sc. math. et nat., sér. B., sc. natur., 1934, № 1—7, B. I, pp. 1—27. — Gams H. Die Moose von Starunia als Vegetations- und Klimazeugen. Starunia, № 2, 1934. — Gross H. Das Problem der nacheiszeitlichen Klima- und Florenentwicklung in Nord- und Mitteleuropa. Beihefte zum Botan. Centralblatt, 47, 2 Abt., 1931, SS. 1—110. — Hayek A. Allgemeine Pflanzengeographie. Berlin, 1926. — Hultén E. Outline of the history of arctic and boreal biota during the quarternary period. Stockholm, 1937. — Hyyppä E. Das Klima und die Wälder der spätglazialen Zeit im Bereich der Karelischen Landenge. Acta forestalia fennica, 39, 4, 1933, SS. 1—43. — Hyyppä E. Ueber die spätquartäre Entwicklung Nordfinnlands mit Ergänzungen zur Kenntnis des spätglazialen Klimas. Bull. de la Commission géologique de Finlande, № 115, 1936, pp. 401—465. — Kihlman A. O. Pflanzenbiologische Studien aus Russisch Lappland. Acta Soc. pro fauna et flora fennica, VI, № 3, 1890. — Kulczyński S. Die altdiluvialen Dryasfloren der Gegend von Przemyśl. Acta Societatis Botanicorum Poloniae, IX, 1932, № 1—2, SS. 237—299. — Nehring A. Ueber Tundren und Steppen der Jetzt- und Vorzeit. Berlin, 1890. — Podpěra J. Geobotanický rozbor areálů rostlinných stepí Přiuralských. Spisy vydávané přírodovědeckou fakultou Masarykovy University, 27, 1923. Porsild A. E. Contributions to the flora of Alaska. Rhodora, 41, № 486, 1939, pp. 199—254 — Reinig W. F. Die Holarktis. Jena, 1937. — Rudolph K. Grundzüge der nacheiszeitlichen Waldgeschichte Mitteleuropas. Beihefte zum Botan. Centralblatt, 47, 2 Abt., 1931, SS. 111—176. — Schimper A. Pflanzen-Geographie auf physiologischer Grundlage. Jena, 1898; 3. Auflage, 1935. Steffen H. Versuch einer Gliederung der arktischen Flora in geographische bzw. genetische Florenelemente. Botanisches Archiv, VI, 1924, SS. 7—49. — Steffen H. Weitere Beiträge zur Gliederung der arktischen Flora. Botanisches Archiv, X, 1925, SS. 335—349. — Steffen H. Beiträge zur Begriffsbildung und Umgrenzung einiger Florenelemente Europas. Beihefte zum Botan. Centralblatt, LIII, Abt. B, 1935, SS. 330—404. — Steffen H., Gedanken zur Entwicklungsgeschichte der arktischen Flora. Beihefte z. Bot. Centralblatt, LVIII, Abt. B., 1938, SS. 141—202. — Trautvetter E. Plantas Sibiriae borealis ab A. Czekanowski et F. Mueller annis 1874 et 1875 lectas enumeravit. . . Acta horti Petropolit., V, 1877, pp. 1—146. — Zeuner F. Die Orthopteren aus der diluvialen Nashornschicht von Starunia; Starunia, № 3, 1934; — Warming E. u. Graebner P. Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Berlin, 1930—1933. - Wilczek R. Starodyluwjalne mchy Walawy i Baryczy. Acta Societatis Botanicorum Poloniae, IX, 1932, Suppl., stor. 237—288.

IS THERE ANY RESEMBLANCE BETWEEN THE TUNDRA AND THE STEPPE?

B. N. Gorodkov

Summary

Middendorff and Kihlman found that the tundra and steppe resembled each other in landscape and vegetation. Within recent times some zoologists and botanists (A. Tolmachev, E. Lavrenko) thinking they had discovered in the tundra relicts of the steppe, supported the supposed resemblance of the tundra and steppe on the ground of a historical connection between the vegetation and fauna of these

two zones. As a matter of fact no resemblance whatever exists between the vegetation and soil cover of the tundra and those of the steppe.

From the perusal of the pertinent literature it appears very doubtful that during the glacial period there should have existed periglacial steppes originated under the influence of an alleged manifest continental climate. Nor is there any substantial evidence which would confirm that the peripheral tundras with a Dryas flora were succeeded by steppes.

The analysis of the lists of the so-called relicts found in the tundra shows first these either do not occur in the Arctic or grow indifferently in the steppe, forest and tundra zones, or belong to alpine plants. Only one species on the Pontic steppes and those of Central Asia — *Carex supina* Whlb. — occurs in the Arctic. We consider it to be a tertiary plant whose circumpolar area became disrupted during the glaciary period.

Neglecting *Carex supina* it may be maintained that no steppe plants are to be found in the tundra just as in the steppe there do not occur any arctic species. Here as well as there some alpine plants are met with which during the glacial period descended into the steppe where they have persisted up to the present time. They also penetrated into the Arctic (arcto-alpine plants).

The absence of steppe plants in the Arctic testifiesto the fact that the tundra zone never was contiguous with the steppe zone nor at any time directly replaced by the steppe.

ОСНОВНЫЕ ПУТИ РАЗВИТИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЮЖНОГО УРАЛА В СВЯЗИ С ПАЛЕОГЕОГРАФИЕЙ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ В ПЛЕЙСТОЦЕНЕ И ГОЛОЦЕНЕ

И. М. Крашенинников

(Ботанический институт Академии Наук СССР)

I

В опубликованном недавно «Анализе реликтовой флоры Южного Урала, в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена» (1), автором была сделана попытка на основе разбора реликтовых элементов наметить основные пути в развитии уральской флоры с плейстоцена.

Но поставленная задача была бы выполненной не до конца, и проделанный анализ был бы в основных контурах незавершенным, если бы мы ограничились сказанным и не прибегли к аргументации всеми доступными нам фактами и доказательствами, на основании которых проблема реликтовой флоры Южного Урала может быть развита в органической связи с вероятной историей растительности и со всей палеогеографией Уральской страны с конца неогена.

Реализуя данную мысль, попытаемся в нижеследующем изложении доступного нам фактического материала наметить главные этапы в развитии растительного покрова Южного Урала. К сожалению, территория Уральской возвышенности с прилегающими к ней равнинами чрезвычайно бедна палеоботаническими данными, которые, конечно, прежде всего должны быть применены в нашей исторической реконструкции. Поэтому мы принуждены в значительной мере прибегать к некоторым косвенным доказательствам, пользуясь изучением тех закономерностей, которые характеризовали развитие растительности соседних областей Европы и Азии. Уральская возвышенность должна была отражать эти закономерности, подчиняться им в той или иной мере, но с теми особенностями, которые вытекают из специфических черт палеогеографии Урала.

В указанном выше «Анализе реликтовой флоры Южного Урала» уже было отмечено, что для средних широт Евразии, судя по данным ископаемых флор, вторая половина третичного времени характеризовалась широким развитием типа смешанных лесов из разнообразных широколиственных и хвойных пород, однако с довольно явственным расчленением на ряд ботанико-географических провинций, как показано в работах А. Н. Криштофовича. Область Урала, к тому времени сильно сниженная, слабо выступавшая на фоне окружающих равнин, имела с ними много общего, судя по палеоботаническим данным. Так, согласно материалам, приводимым А. Н. Криштофовичем (2), В. Н. Сукачевым (3, 4), Н. Г. Бер (5), в центральной части западной Сибири обнаружена довольно богатая «мио-плиоценовая» флора, в виде отпечатков листьев, древесины, плодов, семян и пыльцы. Состав ее свидетельствует о том, что в этот период здесь были распространены леса, которые слагались из разнообразных хвойных и лиственных пород, причем некоторые из них указывают на относительно мягкий и теплый климат; так, отмечаются остатки: *Tsuga*, *Pterocarya*, *Carya*, *Fraxinus*, *Fagus*, *Carpinus*, *Juglans*, *Quercus*, *Ulmus*, *Ilex*, *Corylus* и, кроме того, *Alnus*, *Picea*, *Abies*, *Pinus* (sect. *Haploxylon*), *Larix*, *Betula* и др.; вместе с ними найдена водная и болотная, частью также теплолюбивая растительность (*Aldrovanda*, *Bra-*

sma, *Salvinia*, *Nuphar*, *Azolla* и др.). В дополнение к этому можно указать, что нами еще в 1915 г. были собраны на восточной окраине уральской горной страны, в окрестностях Челябинска (западный берег оз. Смолино), в толще белых каолиновых глин, многочисленные растительные остатки. Они отлагались, видимо, в небольшом озеровидном бассейне и представлены довольно обильной пыльцой, а также крупными обломками древесины.

Анализ пыльцы был весьма обязательно проделан В. Н. Сукачевым, который любезно предоставил в наше распоряжение следующую таблицу своих определений:

	Образец 1	Образец 2
Pinus I	5.2*	10.5
Pinus II	39.4	25.0
Picea	5.8	5.3
Abies	0.64	1.3
Betula	9.7	11.2
Alnus	15.5	7.3
Corylus	1.3	—
Pterocarya	5.8	2.6
Fagus	10.3	28.9
Ulmus	4.5	6.6
Ilex	0.64	—
Tilia	1.3	1.3
Всего подсчитано пылинок	155	152
Число пылинок на 1 препарат	26	15

Как видим, здесь комплекс форм, в общем, по комбинации близок к вышеприведенной мио-плиоценовой флоре западной Сибири, только более обеднен по составу, что, может быть, объясняется недостаточным количеством просмотренного под микроскопом материала.

В тех же гумусированных глинах собранные нами многочисленные образцы довольно хорошо сохранившейся несколько лигнитизированной древесины, по определению А. В. Ярмоленко (6), относятся к следующим формам: *Pityoxylon Paxii, Glyptostroboxylon tenerum, Taxodioxylon distichum, T. sequoianum, T. Kraschenninnikovii, Juniperoxylon uralense.*[1]

Для области Урала более поздние плиоценовые ископаемые флоры пока не найдены и вообще, как известно, на территории СССР они обнаружены в небольшом числе пунктов.[2]

Из критических сводок В. Н. Сукачева (7, 8), посвященных развитию растительности СССР с конца третичного времени на основе изучения ископаемых флор, мы узнаем, что «к началу плейстоцена флора СССР, сделалась уже в основном сходной с современной, но все же включала не мало элементов американских». Вместе с тем «распределение древесных пород в это время было существенно отлично от современного. Так, в области лесостепи[2] была тайга с сибирскими древесными породами».

Если мы обратимся к так называемому «великому» миндель-рисскому межледниковью, то на основании комплекса растительных остатков лихвинского отложения на Оке, по В. Н. Сукачеву, можно предположить, что в этом районе вместе с некоторыми экзотическими элементами, чуждыми современной флоре, широко были распространены обычные и теперь в Европейской части СССР хвойные (сосна, ель, лиственница, пихта), а также разнообразные лиственные породы; соотношение тех и других сильно менялось в разное время, но в общем

* Цифры отвечают процентным соотношениям пыльцы во всех препаратах из данного образца (*Pinus* I — пыльца типа *P. silvestris*; *Pinus* II — пыльца типа *P. cembra*, может быть, *P. strobus*).

[1] По мнению Ярмоленко, данные формы определяют миоценовый (сарматский) возраст флоры древесин. Эта датировка может и не совпадать с датировкой по пыльце, так как последняя полностью или частично может находиться во вторичном залегании и принадлежать другим, более ранним периодам неогена.

[2] Для Европейской части СССР.

«начало и конец этой междуледниковой эпохи характеризовались более хо[лодными] климатическими условиями», с чем было связано развитие лесов преимущественно из хвойных и мелколиственных пород; в середине же эпохи констатировано много разнообразных широколиственных пород; в некоторые моменты этой междуледниковой эпохи можно предположить климат, «несколько более теплый и влажный, чем современный».

В следующее рисс-вюрмское межледниковье, для которого известно более значительное количество пунктов с ископаемыми растительными остатками на территории к западу от Волги, главным образом в современной лесной и лесостепной областях, в общем наблюдается, по мнению Сукачева, та же закономерность, т. е. в начале и конце эпохи «преобладали хвойные, гл. обр. еловососновые и березовые леса», в середине же «господствовали широколиственные леса с дубом, грабом, орешником», а также росли теплолюбивые водные растения, подобно *Brasenia, Aldrovanda, Trapa*. Кроме того, для рисс-вюрмской эпохи ясно было заметно, как «по мере движения с юго-запада на северо-восток флора теряла ряд более теплолюбивых форм». Вместе с тем «в отдельные периоды этой эпохи, напротив, далее к югу заходили растения, которые теперь приурочены к более северным местонахождениям, например, сибирская ель (*Picea obovata*) и пихта (вероятно, *Abies sibirica*) доходили до Москвы».

К климатическому оптимуму рисс-вюрма, можно думать, относится также проникновение почти до полярного круга (лишь полградуса южнее) широколиственных пород (дуб, орешник, вяз) на западный склон Северного Урала, где в бассейне Усы, на Б. Пите, в торфянике, найденном А. А. Черновым под мощной (вюрмской) мореной, была обнаружена, правда немногочисленная (1%), пыльца этих пород вместе с елью (3.5%), сосной (40%), березой (45%), ольхой (11%) (9).

Указанные выше закономерности в порядке смен отдельных типов растительности в Европейской части СССР еще яснее выступают для территории Средней Европы. По недавней сводке Гамса (Gams, 10), сделавшего опыт увязки развития растительности средней и восточной Европы с общей палеогеографией в течение верхнего плиоцена и плейстоцена, видно, что, несмотря на мощные покровные оледенения, облекавшие временами большие площади Европы, эпохи межледниковые, действительно, отличались достаточно теплым климатом, таковы, напр., миндель-рисский и рисс-вюрмский интергляциалы, когда хорошо развивалась теплолюбивая лесная и водная растительность. В частности, напр., большое распространение имели смешанные, весьма богатые по составу широколиственные леса, существовавшие в ряде районов средней Европы в течение нескольких тысячелетий, что́ датируется довольно точно ископаемой флорой (напр., многочисленные пыльцевые анализы дают многовершинные кривые для дубовых смешанных лесов). В общем, если наиболее продолжительное «великое межледниковье» миндель-рисса, имевшее, по вычислениям европейских авторов, длительность в 10 раз большую, чем все послеледниковое время, отличалось продвижением еще многих третичных лесных типов (подобно *Ficus, Tsuga, Laurus, Cercis*) далеко вне пределов их современного расселения в Европе, то следующий интергляциал рисс-вюрма характеризуется, с одной стороны, отсутствием вышеназванных термофильных лесных элементов в тех же районах, с другой — все же довольно разнообразным составом широколиственных пород, а также наличием в водоемах и на болотах многих теплолюбивых растений (*Brasenia, Aldrovanda, Duilichium* и др.). Вместе с этим в конце и начале оледенений отчетливо замечается, в связи с возрастанием похолодания, определенная деградация типа широколиственных лесов и замена их лесами из северных хвойных (сосна, ель, реже лиственница) или мелколиственных пород (березы), часто имеющими, по указаниям европейских авторов, субарктический характер. В эпоху максимального оледенения для средней Европы, между скандинавским ледниковым щитом и альпийскими горными ледниками на юге, как свидетельствуют растительные остатки, находилась безлесная тундра; там же, где могли существовать древесные породы, они были представлены *Larix, Pinus, Betula*; предполагается, что

в вюрмское оледенение для средней Европы летняя температура была на 10° ниже современной, климат был резко континентальный и холодный. После исчезновения последнего оледенения имели место неоднократные существенные изменения климата, проявившиеся, однако, весьма различно для разных областей, но, в общем, можно говорить о том, что современному периоду в средней и восточной Европе предшествовал период более теплый, некоторый климатический оптимум, когда многие южные (лесные или степные) элементы успевали продвинуться снова далеко на север, где они или сохранились в определенных убежищах, или вымерли и ныне известны только в ископаемом состоянии.

Обращаясь теперь к противоположному концу Евразии — к восточной и средней Сибири, мы находили существенно иной ход палеогеографического развития в плейстоцене. Прежде всего, здесь оледенение никогда не было сплошным и, кроме того, не имея характера мощного щита, локализовалось главным образом в горных хребтах или на высоких нагорьях; одновременно с тем имелись обширные пространства, где оледенение вообще отсутствовало или констатировано как «эмбриональное» [1] (фиг. 6).

Далее многие горные сооружения восточной и Центральной Азии, геотектонически связанные с палеозойским или мезозойским орогенезом и процессами длительной денудации местами сниженные до состояния пенепленов, были захвачены снова молодыми тектоническими движениями. Согласно последним геологическим сводкам (11), для всей нагорной восточной и Центральной Азии установлена весьма сложная палеогеографическая трансформация, захватывающая конец третичного и все четвертичное время. В частности, для Монголии, Алтая, Саян, Прибайкальского и Витимского нагорий, системы Станового хребта констатированы многочисленные, иногда значительные по размаху вертикальные перемещения, сопровождавшиеся местами повторными сводовыми поднятиями, которые привели к развитию соответствующего количества (2—3) горных оледенений. За положительными вертикальными передвижками следовали отрицательные, сопровождаемые излияниями лавовых потоков и образованием глубоких впадин; все это обусловило резкое расчленение рельефа, увеличение относительных и абсолютных высот и неоднократное оживление эрозии, геологически до самого последнего времени.

К этим особенностям палеогеографии восточной и Центральной Азии необходимо добавить еще одну характерную черту, отличавшую и в то время Азию от Европы, может быть, не менее сильно, чем сейчас. Мы имеем в виду резко выраженную континентальность климата, что, в связи с малым количеством снежных осадков и сравнительно высокой температурой лета средней и восточной Сибири, а также усилением сибирского антициклона, было одним из главных факторов, задерживавших развитие сплошного оледенения (12). В общем, сравнительно с Европой, где при более мягком приморском климате периоды охлаждения сопровождались мощными оледенениями относительно южно, а перемежающие их интергляциалы характеризовались возвратом теплого влажного климата северная Азия отличалась менее значительной контрастностью климатов периодов оледенения и межледниковий, кроме того, характер этой климатической дифференциации был существенно другого порядка — здесь при всегда ясно выраженной континентальности климатические оптимумы межледниковий сильно отличались в худшую сторону от таких же периодов Европы.

[1] Как известно, до последнего времени среди геологов нет единства взглядов на время максимального оледенения средней и восточной Сибири. Одни исследователи этот максимум относят, подобно Европе, к риссу, другие — к вюрму. В Северной Америке последнее оледенение (висконсин) было немногим меньше предыдущего. Вообще вопрос о синхронизации оледенений в голарктике — один из самых спорных, и окончательное решение этого вопроса — дело будущего. Мы здесь приняли схему, которой придерживается большинство советских палеоботаников и геологов-четвертичников. Марков и Герасимов, которые настаивают на разновременности оледенений в отдельных частях Евразии, избегают терминов «рисс» и «вюрм» и считают, что у нас «северный ледниковый щит имел 2 или 3 периода оледенений: литовский (самый ранний), днепровско-донской (с поздней стадией его — московской) и валдайский (с 3—5 стадиями)» (12).

а с другой стороны, в периоды оледенений характер климата в основном приближался к современному.

А. А. Григорьев (13), которому принадлежит наиболее полный анализ физико-географических условий плейстоцена восточной Сибири, считает, что «в эпохи оледенения в зимнее время года климат во внутренних областях восточной Сибири если и становился мягче и влажнее, то лишь в районе горных поднятий, которые и одевались глетчерами. В впадинах же климат был не менее, а может быть, даже и более сухим и континентальным, чем сейчас, особенно к северу от Станового хребта. Летом общий характер циркуляции атмосферы в нашем районе в период оледенения мало отличался от современного. . .» Далее, по мнению того же исследователя, столь характерная в современных условиях Сибири вечная мерзлота была широко распространена и в плейстоцене, достигая максимума выражения и продвижения на юг в фазы усиления континентальности климата, как это можно предполагать, напр., для Забайкалья, Приенисейского района, Приамурья, в межледниковые эпохи.[1]

Таким образом для плейстоцена восточной и средней Сибири можно отметить следующие наиболее характерные черты: 1) климатические условия здесь отличались значительной суровостью, то приближаясь к современным, то еще более ухудшаясь; 2) те климатические оптимумы, которые характеризуют межледниковья Европы, в средней Сибири или были выражены слабо, или, в связи с возрастанием континентальности климата, усиливали неблагоприятное воздействие последнего на те остатки теплолюбивой лесной растительности доледникового времени, которые еще местами могли сохраняться; 3) мощные тектонические движения, усилившие дифференциацию физико-географической обстановки, вызывали при вертикальных поднятиях оледенения альпийского или скандинавского типа с возникающей при этом перигляциальной зоной различной ширины даже в южных районах, а при опусканиях могли увеличивать амплитуды нижней температурной инверсии, составляющей и сейчас, благодаря продолжительности зимнего антициклона, неотъемлемую принадлежность районов горной Сибири, хорошо выраженную ночами даже в период вегетации, благодаря той же континентальности климата.

Вероятно, более устойчивый физико-географический режим был на территории тех обширных плоскогорий, которые были захвачены наиболее слабо процессами орогенеза и эпейрогенеза, избежав оледенения. Здесь мы вправе предположить сохранение в различной форме тех древних связей во флоре и растительности, которые в смысле историческом являются промежуточным звеном между элементами доледникового и послеледникового времени и которые в лице разнообразных «элементов плейстоценового флористического комплекса» послужили основным источником для обширных миграций, в частности на запад, на Урал и в Европу (1).

Чтобы яснее выступала отмеченная только что особенность в развитии физико-географического режима средней и восточной Сибири в смысле влияния на смены растительности, припомним сказанное выше об Европе. В последней богатая и относительно разнообразная лесная, по классификации Криштофовича, «американско-китайская» флора существовала почти до наступления оледенения (15); кроме того, в плейстоцене в некоторые отрезки времени, особенно в ранние интергляциалы, ряд древних теплолюбивых форм (компонентов доледниковых широколиственно-хвойных лесов) получал возможность хорошо развиваться, лишь постепенно сокращая свое разнообразие (16). Эпохи оледенений, разделяющие этот процесс на ряд этапов, способствовали проникновению, особенно в перигляциальные зоны, где создавался, по мнению палеогеографов, континентальный, сухой и холодный климат, разнообразных арктоальпийских элементов, которые во многих случаях имели центром происхождения восточную Азию.

---

[1] Необходимо указать на мнение Брикнера, который считал, что в ледниковую эпоху лето в Сибири было лишь на 4—5° холоднее, чем сейчас, а зима — относительно мягче (Григорьев, 14).

Те же пока очень немногочисленные данные ископаемых послетретичных флор на территории средней и восточной Сибири, хорошо согласуясь с вышеприведенными особенностями ее физико-географического развития, довольно отчетливо свидетельствуют о том, что разительное отличие растительности Сибири и Европы, которое наблюдается теперь, в основном наметилось еще в течение постплиоцена или начале плейстоцена. Таким образом верхнетретичный мезофильный тип широколиственно-хвойных лесов в средней Сибири был более быстро разрушен и более полно деградирован и уже с тех пор не восстанавливался, заменяясь своим дериватом из местных чисто бореальных элементов.

Этот процесс шел достаточно сложно и неодинаково для разных районов. Так, для Дальнего Востока, находившегося под умеряющим влиянием муссонов восточной Азии, может быть приложена смена событий, которую намечает Криштофович (15). По мнению названного автора, напр. для бассейна среднего Амура, «до начала четвертичного периода удержалась растительность китайско-японского типа, а севернее, в области теперешней тундры, развивалась тайга из хвойных, но с достаточным разнообразием представителей, в числе которых играли роль древесные элементы, уцелевшие теперь только в Америке. С охлаждением страны на эту растительность с северо-востока стали надвигаться растительные зоны более холодного климата, благодаря чему в конце концов зона лиственных лесов была сменена хвойной тайгой с островками лиственных пород, удержавших свой реликтовый состав, а зона древней тайги сменилась тундрой, причем по горным цепям северные типы растительности продвинулись на юг много далее, чем на равнине» (15).

В области среднесибирского плоскогорья, Патомско-Витимского нагорья, Прибайкалья, Алтае-Саянской горной страны, где давно установился ясно выраженный материковый климат, можно предположить еще более глубокое разрушение древнего верхнетретичного лесного ядра и, кроме того, более резко выраженное обеднение и бо́льшее однообразие тех типов растительности, которые пришли на смену. В частности, весьма вероятно широкое распространение лиственничных лесов в течение плейстоцена. Об этом свидетельствует находка древесины *Larix*, напр. на Патомско-Витимском нагорье (16, 17), в отложениях, как доледниковых (бассейн Чары), так и в междуледниковых (бассейн Витима), в разных пунктах Якутии, где остатки *Larix* (обломки древесины) датируются слоями, содержащими трупы мамонта (7), или же связаны вообще с толщами ледниковых наносов (13). Лиственница встречена одна либо вместе с *Betula, Pinus cembra, Alnus.*

Таким образом современное господство в некоторых районах южной, средней и восточной Сибири разнообразных типов Lariceta, видимо, ведет свое начало с плейстоцена, когда лиственничные леса, с примесью березы, сосны, кедра, играли здесь такую же выдающуюся роль в ландшафте. С этим хорошо согласуется и тот факт, что с типами сибирских Lariceta, Pineta и Betuleta связана характерная и довольно разнообразная травянистая и кустарниковая растительность, слагающаяся по преимуществу из форм, для которых Сибирь является основным центром развития.

Насколько велико значение возвышенных нагорий Сибири в формировании исходных типов современной бореальной флоры Евразии, показал в последнее время Хультен (Hulten, 18). В его сводке совершенно отчетливо выступает, что главное ядро аркто-альпийских (аркто-горных — по терминологии Хультена) и бореальных евразиатских элементов лежит именно здесь — в области Якутии, Прибайкалья Алтае-Саянской и Хангайской горных стран. Эта мысль хорошо подчеркивается статистическими данными, которые можно найти на картах ареалов, приложенных к работе Хультена. Так, на карточке всех аркто-горных растений на долю горных областей северо-восточной Азии и южной Сибири с Монголией приходится до 260 видов; на горные группы средней Европы — до 110. На общей карточке всех бореальных евразиатских растений, «радиирующих» в Европу из Азии, для территории гор южной Сибири, северной Монголии, Якутии падает от 161 до 245 видов, на западную Сибирь, северный Казахстан,

Урал и Заволжье — от 51 до 100, на восточную и среднюю Европу — от 21 до 50; в то же время максимальное число бореальных евразиатских видов, «радиирующих», по мнению Хультена, из Европы в Сибирь, не превышает 30.

Впрочем, это было достаточно хорошо известно еще старым флористам и дало материал для ряда историко-флористических построений, но в настоящее время можно более ясно и точно связать с определенными типами растительности данные группы флористических элементов. Не трудно убедиться, что значительный процент последних 1) входит в состав травяного и кустарникового покрова различных ассоциаций области современного господства лиственницы (сибирской с ее расами и даурской) в средней и восточной Сибири и 2) совпадает для типа многих «центрантов», в смысле Хультена, с областью распространения современных и частью плейстоценовых Lariceta, насколько последнее можно себе представить по данным ископаемых флор и палеогеографии. Вместе с тем анализ систематического родства (серий, циклов) для флористических элементов из группы «радиантов» Хультена, равно как разбор самих миграций («радиаций») дают основание для предположения, что в данном случае исторические связи с сибирской областью Lariceta восходят к началу плейстоцена, когда уже начал складываться из обломков верхнетретичной высокогорной и мезофильной лесной флоры тот «плейстоценовый флористический комплекс», который в процессах естественного отбора, в своем конкретном видовом и расовом составе, обособлялся и расселялся в связи с палеогеографией плейстоцена.

Насколько нам известны биология *Larix* и строй чистых лиственничных лесов, они наибольшего расцвета достигают в обстановке резко проявляющегося континентального, относительно холодного, не очень обильного количеством осадков климатического режима, точнее — в этих условиях типы Lariceta, хорошо развиваясь, в то же время успешно конкурируют с типом темнохвойных или широколиственных лесов, которые ceteris paribus являются здесь более ослабленными или вообще деградируют. Поэтому вполне естественно допустить наиболее полное развитие типов Lariceta (чистых или вместе с сосной) в те периоды, когда холодно-континентальный режим достигал своего лучшего выражения; как мы видели, и общие физико-географические условия горной Сибири в плейстоцене и ископаемые остатки флоры согласно свидетельствуют о длительности и хорошей выраженности такого режима вместе с существованием *Larix* в составе лесного покрова в разные моменты ледниковых и межледниковых эпох как раз в области нагорий средней и восточной Сибири. Судя по ископаемым находкам вместе с *Larix* также *Pinus* (кедр), *Betula*, *Alnus*, эти породы входили с известным значением в состав древних лиственничных лесов.

В дополнение к вышеприведенной общей характеристике типов местообитаний Lariceta необходимо добавить, что для ряда областей южной Сибири, Северной Монголии лиственница — сейчас важнейший член комплекса многих группировок горной лесостепи, обитая здесь в районах тоже с континентальным климатом, но в обстановке более теплого летом температурного режима.

В связи с тем, что для многих горных районов Сибири чрезвычайно характерно широкое развитие грубых субстратов, выходов на поверхность коренных твердых пород, благодаря отсутствию плаща мягких наносов, весьма обычными членами местных комплексов растительности являются типы так называемых «каменистых степей», ныне особенно разнообразно представленные в южной Сибири и северной Монголии; сочетаясь обычно с участками лиственничных, сосновых и березовых лесов разнообразного характера, «каменистые степи» имеют с ними ряд общих форм травяного покрова. Среди последних особенно интересны те, которые, являясь по преимуществу типичными эрозионфилами и литофилами, распространены не только в лесостепи, но через промежуточные станции каменистых степей в лесной области проникают до субальпийских и альпийских поясов, где нередко Lariceta также играют заметную роль. Всю эту бореально-ксерофитную группу можно рассматривать равным образом как достаточно древнее образование, тесно спаянное в своем развитии с типами сибирских Lariceta, Pineta и Betuleta, в постоянном комплексировании с которыми оно

дошло с плейстоцена, в лице различных группировок «каменистых степей», до настоящего времени.[1]

С другой стороны, в тот же естественный комплекс вплетаются при соответствующих экологических условиях представители болотных и луговых группировок, имеющие ту же характерную особенность в отношении широкой экологической амплитуды, благодаря чему они обитают, напр., в южной Сибири, северной Монголии также в нескольких зонах — от лесостепи до альпийской области.

Подобная тесная, причинная связь прослеживается не только в смысле ценологических отношений, но очень отчетливо выступает при изучении ареалов такого рода форм, которые охватывают и горно-лесные, и горно-степные, и субальпийские, и луговые, и болотные элементы флоры южной и средней Сибири.

Так, в нашем «Анализе реликтовой флоры Южного Урала» (1) было разобрано распространение нижеследующих форм, которые в настоящее время оторваны более или менее обширными дизъюнкциями ареалов в Западносибирской низменности и Северном Казахстане от горных областей Южной и Средней Сибири, территория которой служит для данных форм, всего вероятнее, центром первоначального развития. Эти формы, относящиеся в историко-флористическом отношении главным образом к бореальной евразиатской и отчасти к арктогорной группам, будут следующие: *Lathyrus Gmelini, Saussurea propinqua, Bupleurum multinerve, Cerastium pauciflorum, Zygadenus sibiricus, Swertia obtusa, Lagotis altaica, Pedicularis compacta, P. amoena, Gentiana barbata, G. decumbens, Allium hymenorhizum, A. obliquum, Patrinia sibirica, Eritrichium pectinatum, Vicia multicaulis, Thlaspi cochleariforme, Artemisia santolinifolia, Phlox sibirica, Primula cortusoides, Carex pediformis, Draba sibirica, Medicago platycarpa,*[2] *Scorzonera austriaca* ssp. *glabra* и др. При этом совершенно отчетливо выступает повторение для этих видов на Урале тех же закономерностей в распределении и по ботанико-географическим областям (зонам) и по типам растительных группировок, как и в горной Сибири.[3] Особенно интересны совпадения такого рода среди горно-степных и субальпийских элементов; одновременно с тем большинство примеров, приведенных выше, приурочено для обеих территорий (на Урале и в горной Сибири) как раз к тем же естественно-историческим областям, где Lariceta, Pineta и Betuleta играют теперь или играли в прошлом крупную роль.

Наличие крупного разрыва (до 1000—1500 км) в ареалах только что перечисленных видов, не всегда объяснимого современными физико-географическими условиями районов, на которые падает перерыв, заставило нас отодвинуть период, когда непрерывная связь в распространении еще существовала, на сравнительно отдаленное прошлое, точнее — на плейстоцен.

Чтобы быть более уверенным в датировке времени, когда эта связь была разорвана и образовался ныне наблюдающийся дефект ареалов для отдельных

[1] Детальный разбор этого явления — тема большой специальной работы, и поэтому мы не можем теперь произвести подробного анализа ценозов и их флористического состава, а принуждены ограничиться общей постановкой. Здесь же отметим, что данная степная группа главное ядро имеет из тех именно бореальных ксерофитных форм, которые разобраны уже в цитированной работе Хультена (18) и свелены на некоторых его картах евразиатских бореальных и арктогорных элементов, центром своего развития связанных с территориями Якутии, Прибайкалья, северной Монголии, Саянской и Алтайской горных стран, откуда они частью распространились в качестве горно-степных элементов по различным направлениям. Жизненный режим, в который было поставлено развитие всей этой бореально-ксерофитной группы в холодно-континентальные эпохи плейстоцена, вероятно, приблизился к современным субальпийским областям Монголии и южной Сибири, благодаря чему данные сибирские горно-степные элементы тесно связаны флористически и систематически с высокогорными (гольцовыми), будучи или родственными им, или входя с ними в одну систематическую группу.

[2] Этот вид найден в 1936 г. А. Н. Богдановым на западном склоне Южного Урала (окрестности д. Ст. Супхангуловой, Бурзянского района, Башкирской АССР).

[3] Сюда же можно отнести эндемичные уральские виды (*Anemone biarmiensis* Juz., *Minuartia Helmii* Fisch., *Oxytropis approximata* Less., *O. Gmelini* Fisch., *O. Hippolyti* A. Ber., *Roegneria uralensis* Nevski, *Potentilla Ewersmanniana* Fisch.), имеющие близко родственные формы во флоре южной Сибири.

видов, необходимо ближе ознакомиться с историей физико-географического режима и вероятными сменами растительности западной Сибири и северного Казахстана.

Что касается Западносибирской низменности, то она, как известно, сильно отличаясь в своем палеогеографическом развитии от средней и восточной Сибири, вместе с тем сама имела довольно неоднородную историю в своих отдельных частях в течение плейстоцена. В северном отрезке, на юг до широты 60°, западная Сибирь была покрыта мощным ледниковым покровом в эпоху, синхронную русскому оледенению Европы; южнее — на приледниковое развитие в бассейнах Оби и Иртыша, поверх верхнетретичных толщ, включающих выше охарактеризованную мио-плиоценовую богатую лесную флору, отлагались как флювиогляциальным путем, так и аккумуляцией речных потоков и озер рыхлые, глинистые и песчаные толщи. В их нижних горизонтах за последнее время обнаружены по Иртышу и Васюгану довольно богатые растительные остатки, среди которых В. Н. Сукачевым определены, на ряду с некоторыми арктическими элементами, также лиственница, пихта, ель сибирская и береза, причем последние три породы найдены не только в виде пыльцы, но и обломками древесины и коры, даже был встречен крупный ствол ели с корнями.

Опираясь на факт смешения в одной толще остатков арктической и лесной флор, В. Н. Сукачев (7) делает такое заключение: «по периферии плейстоценового ледника были условия, по крайней мере местами, что к арктической флоре близко могла подходить более южная, в том числе и лесная растительность».

Последняя, как видно из приведенного списка, в эпоху отложения нижних горизонтов четвертичной толщи, т. е., вероятно, в рисское оледенение, по составу была близка к современной растительности данной части западной Сибири. О том же свидетельствует ископаемая флора более молодых лёссовидных террасовых отложений в бассейне Оби, так как здесь найдена В. Н. Сукачевым в окрестностях Тобольска пыльца *Pinus, Betula, Alnus*, древесина ели, а у с. Кривошеина — вместе с хвойными — также пыльца липы (8). Последняя древесная порода в лице *Tilia septentrionalis* и в настоящее время произрастает по соседству с указанным пунктом, а кроме того нередко несколько западнее. Эти факты вполне согласуются с указанием Этельштейна, который по отношению к центральной части западной Сибири для плейстоцена высказывается в пользу физико-географической картины, напоминающей современные условия (19).[1]

---

[1] Когда работа уже была сдана для печати, мы имели возможность ознакомиться с помещенной в «Трудах Биологического института Томского Государственного университета» (т. V) чрезвычайно важной статьей Н. А. Никитина «Четвертичные семенные флоры с низовьев р. Иртыша». В ней автор приводит список свыше 100 видов, найденных в нижнечетвертичных отложениях (своеобразных «слоях суглинках», диагональных песках, по мнению Никитина, миндель-рисского времени, и лежащих несогласно выше аллювиальных песках, вероятно, рисс-вюрма). Большинство форм представляет широко распространенные в бореальной области болотные, луговые, водные, частью лесные растения (около 70%); кроме того, обнаружены или вымершие формы (*Azolla interglacialica*), или ныне встречающиеся более южно (*Salvinia natans, Typha* cf. *angustata, Najas marina* v. *intermedia, Zannichellia palustris*), или, и, и оборот, более северные (*Ranunculus hyperboreus, Cochlearia arctica*) или, наконец, формы арктo-альпийского типа (*Selaginella Selaginoides, Dryas octopetala* s. l.); представители лесных пород ограничены *Picea excelsa, Abies* sp., *Pinus* sp., *Larix* sp., *Betula pubescens*; кроме того, встречено некоторое количество кустарников (*Betula nana, B. humilis, Rubus Idaeus, Empetrum* s. gen., *Andromeda polifolia, Carex Sukaczewii*, представляющий, видимо, исходную форму *C. sibirica* и др.). Характер всей этой флоры указывает, по мнению Никитина, на существование во время отложения слоев суглинков в низовьях Иртыша обширной заболоченной низины, покрытой «лугово-болотной растительностью с небольшой лишь примесью мелких кустарников и еще меньшей деревьев, с неисчислимым количеством стоячих водоемов и медленно протекавшими протоками, при климате несколько более холодном, чем сейчас. «. . . По данным обработки большой серии четвертичных семенных флор с рр. Оби и Томи на протяжении от г. Сталинска до г. Обдорска вырисовывается совершенно та же картина необычайной устойчивости сибирского климата и растительности за все время четвертичного периода. Если и были потепления и похолодания, то они вызвали лишь сравнительно небольшие перемещения растительных зон к северу или к югу от некоторого среднего положения их. Конечно, за долгий четвертичный период известное изменение в подборе слагаемых сибирской растительности произошло; вымерла азолла межледниковая, сальвиния откатилась в более южные районы, селагинелла переместилась в горы и на север, *Carex Sukaczewii*

Для юго-восточной части Западносибирской низменности в районах так наз. Кулундинской и Барабинской степей, где предполагается мощное постплиоценовое погружение, хотя ледник и отсутствовал, создавалась зона перигляциальной аккумуляции с гор Алтая, в пределах которой образовались мощные флювиоглациальные и аллювиальные толщи. Среди них в обрывах по Оби, в горизонте синевато-серых пластичных глин, собраны растительные остатки, которые, по мнению Православлева, отлагались в холодной сурово-континентальной обстановке, в окружении надвигавшегося рисского ледника.

П. А. Никитин, который обработал эти растительные остатки, относит их по времени к концу оледенения, когда началось потепление. В это время «и климат и растительность были близки к современному, но древесная флора Сибири [1] тогда еще не сложилась и была представлена кустарниковыми формами» — кустарниковой ольхой (*Alnus fruticosa*), кустарной березкой (близкой к североамериканской *Betula pumila*) и кустарной лапчаткой (*Potentilla fruticosa*) (20).

Остальные части западной Сибири (Прииишимская, Зауральская) хотя и лежали вне непосредственного влияния ледниковых аккумуляций, видимо, испытывали также периоды более сильного обводнения в плейстоцене. Об этом свидетельствует, кроме значительных местами аллювиальных (озерно-речных) накоплений, также широкое распространение явлений засоления. Работы почвоведов К. П. Горшенина (21) и В. В. Никитина (22) показали, что здесь, в зоне лесостепи и черноземных степей, все разности степных почв прошли предварительную стадию осолончакования, которая, в свою очередь, обычно имела исходное состояние более или менее резко выраженного избыточного увлажнения, ликвидированное по мере развития гидрографической сети и общеклиматических изменений. Наши работы в лесостепи Тобол-Ишимского междуречья привели к необходимости все разнообразие современных ассоциаций свести к двум основным путям развития — болотно-лесному и солончаково-солонцово-степному экологическим рядам; оба они связаны в исходной стадии избыточного увлажнения, охватывающего в прошлом местами большой процент площади (23).

Что касается растительности таких увлажненных и заболоченных пространств средней части западной Сибири, то по составу она ничем существенным не отличалась от современной, если судить по остаткам, описанным из местных торфяников (24).

Видимо, более своеобразен и сложен путь преобразования физико-географического режима и смен растительного покрова в течение плейстоцена и голоцена для области казахского мелкосопочника. Здесь, на фоне преобладающих равнин и мелкохолмистых степных и полупустынных пространств, лежащих на абсолютной высоте 250—350 м, возникают более возвышенные участки с сильно пересеченным, горным рельефом. Таковы, напр., горные группы Улу-тау (1000—1200 м), Кокче-тау (600—870 м), Баян-аульские и Каркаралинские (1000—1500 м), в основном связанные с районами развития пород гранитного ряда и древних докембрийских. К этим горным группам приурочены совершенно изолированные острова сосновых и березовых лесов; частью под их пологом, частью среди развитых в непосредственном соседстве других группировок (на болотах, лугах, степных горных склонах) уже давно был обнаружен ряд бореальных форм, которые, совершенно отсутствуя в растительности окружающих равнин, создают ряд изолированных местонахождений, привязанных, как к определенным убежищам, к той или иной из вышеперечисленных горных групп.

эволюционировал в *C. sibirica*, из Европы пришли некоторые новинки, но все это происходило в условиях издревле сибирского, континентального климата». И вообще, по мнению Никитина, «больших климатических колебаний, сколько-нибудь сходных с теми же Европы, в Сибири за первую половину квартера не было. Не было, в частности, жаркой астраханской фазы миндель-рисского межледниковья с ее дубравами и прочими теплолюбивыми». Таковы главные выводы крайне интересной работы Никитина.

[1] Конечно, в этих районах перигляциальной зоны.

Из числа этих растений наиболее многочисленна лесная и болотная группа. Ее флористический анализ был сделан еще в 1916 г. А. Я. Гордягиным, который вполне справедливо пришел к необходимости рассматривать в основном данную группу как реликтовую, оставшуюся в качестве пережитка от периода, когда элементы лесной флоры (вместе с некоторыми элементами фауны) имели более благоприятные условия для сплошного распространения в казахском мелкосопочнике и таким образом могли осуществляться сюда миграции из прилегающих горных районов Алтая (25).[1]

Собранные позже материалы вполне подтвердили это соображение, показав вместе с тем, что не только в наиболее возвышенных горных группах казахского мелкосопочника, но и в области его пенепленированных пространств, а также среди третичных равнин северной части Тургайского столового плато с соседними районами Западносибирской низменности, в тех случаях, когда создавались благоприятные физико-географические (в частности, гидрологические и эдафические) условия, имеется ряд пунктов, где сохранились, в окружении ныне чисто степных или полупустынных группировок, некоторые бореальные (лесные и болотные) формы (25, 26). Можно указать, напр., интересный район, лежащий между Абугой и борами Ара-карагай и Наурзум-карагай, где имеется группа островных лесов (сосновых, березовых) и где обнаружен ряд интересных бореальных и горных элементов (подобно *Drosera rotundifolia, Orchis umbrosa*, обитающей в горах Тянь-шаня, *Athyrium filix femina, Struthiopteris filicastrum, Eriophorum gracile, Platanthera bifolia, Mierostylis monophyllus, Circaea alpina, Spiranthes amoena, Salix lapponum* и др., найденные частью в боровой полосе к востоку от Кустаная (Ф. Н. Русановым), частью в районе Наурзумского бора.

В настоящее время подобные бореальные элементы, чуждые современному степному режиму данных широт, разбросаны совершенно изолированно и встречаются как бы случайно, но, присматриваясь ближе к географии экологических условий, позволивших им уцелеть, можно без труда обнаружить весьма ясные закономерности, которые дают основание для некоторых палеогеографических построений. Прежде всего совершенно отчетливо выступает факт приуроченности убежищ для бореальных элементов к таким местообитаниям, где условия увлажнения (поверхностного и грунтового) оставались все время относительно благоприятными. Таким требованиям удовлетворяли прежде всего наиболее возвышенные горные группы, где и сейчас, по наблюдениям Гордягина, обнаруживается вертикальная зональность в распределении растительности и где, кроме того, как в глубине долин, так и на горных склонах, видимо, общий благоприятный баланс влаги был достаточно устойчив.

Также и среди окружающих пенепленов, низкого мелкосопочника и той части области третичных осадков, которая соответствует водоразделу между системой Тобола и реками бассейна Аральского моря, во многих долинах, среди разного рода понижений, где эрозией вскрывались водоносные горизонты, эти последние в случае их постоянства также обеспечивали сохранение бореальных элементов. Данным обстоятельством объясняется одна специфическая черта — именно, существование подобного рода реликтов из числа болотных или луговолесных форм в группировках, комплексирующихся с солончаковой и солонцовой растительностью. Как известно, такого рода комплексы являются своего рода оборотной стороной явления дополнительного увлажнения почв степной и полупустынной области в тех случаях, когда первоначальная стадия максимального

[1] Чтобы не быть голословным, приведем некоторые примеры, взяв их из списка в несколько десятков лесных и болотных форм, составленного Гордягиным для Кокчетавского горно-лесного района: *Aspidium filix mas, Athyrium filix femina, Dryopteris Linneana, Lycopodium clavatum* L. *complanatum, Botrychium lunaria, Juniperus communis, Goodyera repens, Spiranthes amoena, Cratlorhiza innata, Gymnadenia cuenllata, Viola epipsila, Pedicularis sceptrum, Pyrola minor, P. rotundifolia, Moneses grandiflora, Linnaea borealis, Rhynchospora alba, Drosera longifolia, D. rotundifolia, Salix lapponum*; кроме того, обнаружен ряд северных мхов, в том числе сфагны и т. д.

увлажнения сменяется его ослаблением или минимумом. Эта характерная особенность динамики почво-растительного покрова хорошо увязывается с другими физико-географическими факторами, в частности с историей формирования рельефа и того чехла поверхностных четвертичных наносов (древних аллювиальных и делювиальных), которые говорят о сравнительно полноводной гидрографической сети и вообще об энергичных денудационных процессах именно в пределах интересующей нас территории для некоторых периодов плейстоцена.

В настоящее время, как известно, состав древесной растительности области Казахской сопочной страны весьма беден и слагается только тремя породами — сосной, березой, осиной. Наличие в травянистой и кустарниковой растительности довольно многочисленного комплекса бореальных или горных элементов, однако, свидетельствует, что такое обеднение древесной растительности есть явление вторичное, обязанное процессам кеерофилизации, главным образом, голоцена. Действительно, опубликованные недавно А. М. Жарковой (27) материалы по изучению торфяников Боровской лесной дачи, в горах Кокче-тау, где давно обнаружено много бореальных (болотных и лесных) реликтовых элементов, показывает, что в толщах местных торфяников встречается пыльца следующих пород: сосны (по всему разрезу с увеличением количества до 70—80% в верхних горизонтах), березы (по всему разрезу с увеличением до 70—85% в нижних частях), далее была обнаружена пыльца, главным образом в нижних горизонтах болот (не свыше 0.75 м), ели (0.5—2%), пихты (1—4%), кедра (1—5%) и лиственницы (до 1.5%); кроме того, в двух разрезах найдена пыльца дуба (до 1%), в трех случаях — пыльца вяза (3—3.5%) в самых нижних горизонтах; выше обе последние породы исчезают; от дна торфяников до середины разреза — нередко пыльца ольхи в небольших количествах (от 1 до 5%); наконец, во всех торфяниках Боровской дачи в изобилии (90—100%) обнаружена пыльца ив.

По мнению А. М. Жарковой, названные торфяники образовались путем заболачивания озерных водоемов в послеледниковое время, когда климат изменялся в сторону возрастания сухости, т. е. в керотермический период. Вместе с тем наличие до настоящего времени на поверхности этих болот живого сфагнового покрова с такими бореальными формами, как росянка, клюква, пушица, лапландская ива, кустарная лапчатка, равно как находки в толщах торфяников ископаемой пыльцы не только сосны, березы, но и ели, пихты, лиственницы, ольхи и даже дуба с вязом среди преобладания в непосредственной близости чисто степного ландшафта, — все эти факты свидетельствуют о достаточно сложных исторических сменах растительности.

Не менее интересна находка геологом М. М. Пригоровским в послетретичных террасовых отложениях на Джиланчике, в центральном Казахстане, ископаемой флоры, содержащей, по определению А. Н. Криштофовича, остатки листьев дуба (*Quercus robur*) и шишку хвойного — ели или лиственницы (28, 29). В настоящее время в этом районе расстилается полупустыня, и даже лесные породы полностью отсутствуют. Ближайшие местонахождения древесной растительности (береза, осина) с рядом северных форм травяного покрова известны лишь с относительно крупного поднятия гор Улу-тау, располагающихся в верховьях бассейна Джиланчика.

Таким образом и в районе Джиланчика и на Кокчетавских горах геологически сравнительно недавно лесные элементы были представлены богаче современного. При этом следует подчеркнуть, что в наше время восточная граница распространения дуба и вяза отделена от вышеуказанных казахстанских местонахождений ископаемой флоры расстоянием от 650 (Джиланчик) до 800 (Кокчетау) километров. Что касается лиственницы, ели и пихты, то они также ныне произрастают в значительном отдалении — первая порода в расстоянии около 400 км, а ель и пихта — еще дальше.

Таким образом есть основания предполагать, что в послетретичное время в области казахского мелкосопочника имела место, по меньшей мере, одна фаза более влажного и более прохладного климата, сравнительно с современным, а кроме того отмечается и фаза с значительным ослаблением континентальности

и сухости климата, так как современная восточная граница дуба и вяза, проходящая по окраине гор Урала, определяется, прежде всего, климатическими условиями современности, в частности общим возрастанием континентальности, дополненной для степных условий ростом сухости и увеличением испарения на территориях Зауралья и Казахстана.

На важное значение последнего фактора в местных климатических условиях уже обращал внимание А. Я. Гордягин, который провел серию интереснейших лабораторных наблюдений над испарением различных древесных пород для иллюстрации выдвинутого им положения, что широколиственные породы могли исчезнуть в северном Казахстане вследствие чрезмерно развитой способности испарять воду даже в зимних условиях (30).

К сожалению, невозможность использовать приведенные выше данные ископаемых флор гор Кокче-тау и Джаланаша для точной датировки времени появления и исчезновения дуба, вяза, лиственницы, ели и пихты, как в отдельности для каждой породы, так и в виде каких-то смешанных насаждений, мешает установить истинную последовательность событий в сменах растительности. Прибегая к косвенным доказательствам, главным образом на основании того, что говорилось раньше о закономерностях развития растительности в плейстоцене, и опираясь на изложенные уже прямые фактические данные, мы решаемся предложить следующую историческую реконструкцию, которая является лишь первым приблизительным решением возраста.

В эволюции физико-географического режима северного Казахстана можно предположить в относительно холодные и влажные (сравнительно с современной климатической обстановкой) эпохи плейстоцена распространение ландшафта лесостепи на обширной территории от Алтая до Урала через Каркаралинские, Баянаульские, Кокчетавские горы и водораздел Тобола и Аральского моря. В периоды увеличения увлажнения сюда проникали как с гор Алтая, так и из северных районов Западносибирской низменности темнохвойные породы (подобно ели и пихте), а вместе с ними многие, ныне реликтовые болотно-лесные и луговолесные формы; в период с холодно-континентальным, сухим климатом могли господствовать лиственница, сосна, береза, в светлых насаждениях которых так же, как и на открытых остепненных горных склонах, на грубых каменистых и песчаных субстратах, распространялись из горной Сибири те бореально-ксерофитные травянистые и кустарниковые формы «плейстоценового флористического комплекса», которые частично сохранились доныне в качестве реликтовых элементов, главным образом, среди горного и сопочного рельефа; часть из них входит и в состав реликтовой флоры Урала (1). Наконец, весьма вероятны фазы, когда климатические условия складывались настолько благоприятно в смысле умеренного тепла, достаточной влаги и значительного ослабления континентальности, что сюда проникали широколиственные породы (дуб, вяз), возможно формировавшие в некоторых районах чистые или смешанные (напр. с березой, сосной) насаждения. Совпадало ли это с предположительно более широким, чем ныне, распространением липы в южной и средней частях Западносибирской низменности, по современному состоянию наших знаний утверждать нельзя.

Вообще можно только высказать мысль, что вышеуказанные формы в своей последовательности отражали исторические смены растительности, имевшие место в соседних областях Евразии, с рядом тех местных особенностей, которые вытекают из промежуточного географического положения северного Казахстана.

Суммируя все приведенные выше данные об основных направлениях развития растительности западной и средней Сибири, а также северного Казахстана в четвертичное время, небесполезно еще раз подчеркнуть, что здесь, в противоположность Европе, угасший к концу плиоцена комплекс смешанных (хвойно-лиственных) лесов, богатых по составу древесных пород, видимо, не мог сколько-нибудь восстановиться даже при наступлении наиболее оптимальных климатических условий в отдельные периоды плейстоцена и голоцена.

В основном преобладающее развитие в плейстоцене получила, преемственно дифференцируясь из прежних верхнетретичных лесов, группа хвойных и мелко-

лиственных пород, среди них в свою очередь, особенно в горных районах, выдвинулись лиственница, которая или в чистых насаждениях, или вместе с сосной получала господство в периоды относительно сухого, холодно-континентального климата; для равнинных районов ту же роль, вероятно, играли береза и сосна. Темнохвойные породы (ель, пихта, отчасти кедр) выступали, видимо, далеко не всегда и не во всех районах, усиливаясь в своем значении и занимая новые территории, отчасти за счет сосны, лиственницы, березы, главным образом при ослаблении континентальности, увеличении количества осадков, может быть, вместе с ослаблением явлений вечной мерзлоты почвы, по крайней мере, в некоторых районах.

Конечно, эти процессы, вследствие неполноты наших знаний, не могут быть анализированы в какой-либо мере точно в своей исторической последовательности, но современное распределение темно- и светлохвойных и первичных березовых лесов дает право на построение исторической перспективы именно в таком направлении. Что касается широколиственных лесных пород, то роль их в периоды даже оптимальных климатических условий была относительно невелика. Как факты сохранения в горах Алтая и Западных Саянов вместе с особой эндемичной сибирской расой липы (*Tilia sibirica* Fisch.) ряда верхнетретичных травянистых элементов, представляющих, по М. М. Ильину (31), наследие ряда самостоятельных фаз развития местной растительности, так и комментированные выше находки в ископаемом состоянии в четвертичных толщах лины около Кривошеина, на Оби, дуба, вяза среди казахского мелкосопочника, видимо свидетельствуют о возможности в некоторые участки времени, от верхнетретичного периода до конца плейстоцена (а может быть, и до начала голоцена), развития и типа широколиственных лесов на территории северного Казахстана, западной и средней Сибири, частью в южных районах современной области хвойных лесов (тайги), частью в березово-сосновой лесостепи, частью в степной зоне. Такими периодами, по аналогии с тем, что известно для Восточной Европы, могли быть и периоды оптимальных климатических условий межледниковий (миндель-рисса и рисс-вюрма), и атлантическая эпоха голоцена, когда широколиственные породы (липа, дуб, вяз) могли выступить из своих убежищ (в Европе, в южном Предуралье, в Кузнецком Алатау), где они сохранялись в ледниковое время.

С другой стороны, периоды усиления континентальности климата, вызывавшие деградацию или полное исчезновение широколиственных пород и способствовавшие развитию светлохвойных или мелколиственных насаждений, вместе с ними, особенно при росте климатической сухости, помогали широкому распространению своеобразной бореально-ксерофитной растительности, состоящей из охарактеризованных выше древнестепных (»прастепных») элементов, которые принадлежат в своих исходных типах, вероятно, к альпийской, субальпийской и горно-ксерофитной ветви, отчасти доледниковой, растительности, главным образом областей южной и восточной Сибири, представляющих для нее автохтонный центр развития (алтае-ангарский).

Этим степным элементам должна быть противопоставлена другая степная группа, которая представляет результат проникновения более термофильной степной растительности, первоначально развившейся в области древнего Средиземья и Центральной Азии. Представители данной группы проникали в бореальную область с юга только в сухие и относительно теплые периоды, в частности наибольшее значение имеет подобная инвазия, связанная с тем ксеротермическим периодом, который в восточной Европе обычно приурочивается к сухой и теплой суббореальной эпохе голоцена. Последняя для западной и средней Сибири, в поясе лесостепи и южной части лесной области, отразилась прежде всего значительным сокращением площади леса, а также проникновением южных степных (средиземноморских и центральноазиатских по происхождению) форм, смешавшихся в различных сочетаниях с местными древнестепными элементами плейстоцена, в результате чего образовались современные степные группировки. Еще резче названные явления были выражены среди выдвинутого далеко к югу

казахского мелкосопочника, где остатки плейстоценовых растительных комплексов могли сохраниться совершенно изолированными островками в отдельных наиболее возвышенных горных группах. Как в окружающих их низменностях, так и в области третичных осадков западной Сибири, Тургайского столового плато, благодаря росту процессов осолонцевания, осолончакования, дальнейшая ксерофилизация растительного покрова в голоцене приняла самые разнообразные формы, охватывая местами обширные площади и таким образом, с одной стороны, сокращая круг лесопригодных территорий, а с другой — вызывая сильное обеднение состава степных ассоциаций. Поэтому наступившее при последующем увлажнении климата расширение площади лесов встретило здесь неблагоприятную обстановку среди засоленных почв, а общая климатическая континентальность способствовала сохранению только наиболее выносливых древесных пород — березы, сосны, осины, которые и явились собственно обсеменителями степных пространств. Для горной средней и восточной Сибири в том же значении выступала лиственница (сибирская и даурская), а, кроме того, в ряде районов, где увлажнение климата выразилось сильнее, значительную роль начали играть темнохвойные (ель, пихта, кедр), поглотившие часть территории прежних лиственничных, сосновых или березовых лесов. В этот естественный процесс, вероятно, еще не вполне закончившийся, деятельность человека внесла существенные изменения, нередко вызывая совершенно обратный ход смен.

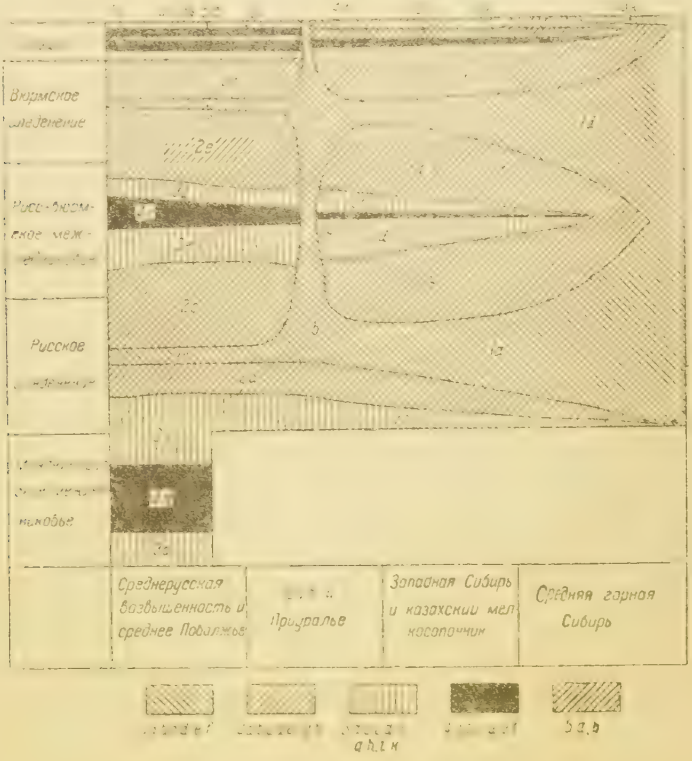
Значительно более точно хронологически и регионально последовательность развития растительности с начала голоцена установлена для Европейской части СССР, где успеху дела помогло энергичное изучение торфяников, содержащих богатые ископаемые флоры.

На основе их уже сделаны реконструкции естественных смен растительности. Так, опубликованные по этому вопросу данные рисуют на территории к западу от Волги, после отступания вюрмского оледенения, смену первоначальной приледниковой растительности ландшафтом «холодной лесостепи» с островными лесами из хвойных и небольшого количества широколиственных пород. В следующую бореальную эпоху господство получают сосна и береза, а затем новой более теплой и влажной атлантической эпохе соответствует максимум развития смешанных широколиственных лесов. С наступившим непосредственно за этим сухим и теплым ксеротермическим периодом связаны (так и в Сибири) довольно далекое проникновение южных степных элементов и сокращение лесов на территории современной лесостепи и южной части степной области.

Благодаря усилению континентальности (по направлению с запада к востоку) европейской части СССР, проникновение к северу степей происходило наиболее далеко в восточных районах. Вместе с тем сдвигался к северу и пояс широколиственных лесов, отдельные представители которых доходили на север много дальше своих современных границ. Иллюстрацией данного явления, вероятно, служит находка В. С. Говорухина в бассейне Печоры, на 61° с. ш. по западному склону Урала и в Предуралье, в толщах торфяников пыльцы дуба, орешника, вяза, липы, хотя ныне эти породы (особенно первые две) растут значительно южнее. По указанию Говорухина (52), данные широколиственные породы, обнаруженные, правда, в небольшом количестве, приурочены главным образом к основанию торфяников, начало образования которых относится автором к первой половине субатлантической эпохи; большинство растительных осадков торфяных залежей принадлежит, однако, ели, сосне, березе, т. е. породам, и ныне господствующим в данной части Приуралья.

После ксеротермического периода за последние 2—3 тысячелетия, в связи с прогрессивным увлажнением, начинается процесс облесения «ксерофических степей», для Европейской части СССР, в противоположность Сибири, главным образом широколиственными породами, которые особенно в более северных районах поглощались частично или полностью елью (а на востоке дополнительно и пихтой). Однако в области Уральской возвышенности растительные остатки, погребенные в торфяниках, дают несколько иную последовательность событий. Судя по данным, опубликованным за последнее время, в бореальную эпоху отмечается

довольно много ели в Среднем и Южном Урале; вместе с тем на территории последнего замечается максимум распространения лиственницы и слабое участие кедра. В относительно хол. эпоху в каждую атлантическую эпоху происходит



Фиг. 1. Схема основных путей развития главных типов лесной и степной растительности в плейстоцене и голоцене для территории лесостепи с прилегающими частями степной и лесной областей.

1a, b, c, d, e, f — разнообразные, сложно построенные комплексы лиственничных, сосновых, березовых лесов и бореально-ксерофитной растительности открытых пространств, содержащей, на ряду с древнестепными («прастепными») [illegible] и субальпийские («перигляциальные степи»). Все эти комплексы, непрерывно развиваясь преимущественно на территории нагорий средней и южной Сибири, отчасти на Урале, распространялись отсюда, главным образом, в сухие, холодноконтинентальные эпохи, синхроничные оледенениям, и проникали в Европу, к западу от Волги, в обстановке перигляциальных зон; *2a, b, c, d, e, f, g, h* — светлохвойные (сосновые, лиственничные) и темнохвойные (ель, на востоке с пихтой) леса, связанные в начале и конце оледенений с холодными, но более влажными эпохами, чем первый комплекс; *3a, b, c, d, e, f, g, h, i, k* — еловые, сосновые (на востоке с пихтой, лиственницей) леса, имеющие заметную примесь широколиственных пород на западе и связанные с более влажными и теплыми эпохами, главным образом, начала и конца межледниковий или интерстадиалов; *4a, b, c, c, d, e, f*—смешанные широколиственные леса климатических оптимумов с теплым и достаточно влажным климатом межледниковий. К западу от Волги состав древесных пород тем более разнообразен, чем западнее мы передвигаемся и чем древнее эпоха. К востоку от Урала фазы широколиственных лесов все время выражены очень слабо, и широколиственные породы, обычно, примешаны к преобладающим светлохвойным и мелколиственным; *5a, b* — наиболее крупная инвазия степной растительности с юга в ксеротермический период, вызвавшая проникновение особенно далеко на север средиземноморских и казахстанских степных и полупустынных элементов.

развитие болот в Среднем Урале, где в начале эпохи по данным пыльцевого анализа заметно господство лиственничных лесов с почти полным отсутствием сосны и с небольшой примесью ели, которая, однако, начинает преобладать вместе с сосной и березой в конце эпохи и достигает здесь максимума в своем распространении в сухую и теплую суббореальную эпоху; далее, к концу послед-

ней относится появление пихты. К середине субатлантической эпохи пыльцевые диаграммы болот отмечают появление на Среднем Урале кедра и заметное увеличение этой породы на Южном Урале, где она констатирована в ничтожном количестве с бореальной эпохи.[1]

Все сказанное выше можно свести в графической форме на «Схеме основных путей развития главных типов лесной и степной растительности в плейстоцене и голоцене для территории лесостепи с прилегающими частями степной и лесной областей» (фиг. 1).

II

Произведенный на предыдущих страницах анализ исторических смен бореальной растительности на обширных территориях восточной Европы и Сибири хотя в значительной мере и не относился непосредственно к интересующей нас территории Урала, все же был необходим для более обоснованной попытки дать очерк развития растительного покрова этой последней. Из сказанного раньше довольно отчетливо выступают главнейшие закономерности в процессах дифференциации основных типов лесной и степной растительности бореальной области, а на этом общем фоне легче анализировать преобразование растительного мира Урала как составной части общей картины.

В исторической перспективе тех основных этапов и направлений этого развития, которые были уже намечены, достаточно ясно виден, как доминирующая черта, процесс постепенной смены верхнетретичных разнообразных, богатых по составу, смешанных хвойно-лиственных лесов более однообразными и бедными по составу плейстоценовыми лесами, возникавшими или путем исчезновения отдельных родов и видов древесных пород, или путем развития новых специализированных форм, получавших ясное преобладание; в конце концов все различные проявления названного исторического процесса привели к формированию, часто на обширных пространствах, относительно монотонных типов лесных насаждений, слагаемых нередко из одной, двух или трех лесных пород и столь характерных ныне для облика бореальной лесной области. Это уже было отмечено в литературе.

Если применительно к территории современной лесостепи с прилегающими частями лесной и степной области расположить названные производные типы лесов в порядке определенного экологического ряда, то, исходя из сказанного выше, можно выделить прежде всего в качестве одного из крайних звеньев тип широколиственных смешанных лесов. В исторической последовательности событий он достигает действительно самого пышного расцвета и по степени выраженности, и по своему составу, и по территориальному распространению при сочетании наиболее благоприятных климатических условий, особенно в отношении баланса тепла и влаги, как в межледниковые эпохи, так и в послеледниковье.

Изменение климатического режима в сторону понижения температуры вело в прошлом для разных эпох плейстоцена (как ведет часто и в настоящем), к внедрению в состав широколиственных лесов темнохвойных пород, в частности ели, а в отдельных районах — также пихты. В дальнейшем этот процесс завершается полным выпадением широколиственных элементов и образованием чисто хвойных лесов, в которых, на ряду с отмеченными темнохвойными породами, нередко крупную роль играет сосна, дополняемая в ряде случаев кедром. Такого рода хвойные насаждения, судя по данным ископаемых флор, характеризовали, напр., в Европе начало и конец ледниковых эпох, т. е. периоды, когда межледниковые климатические оптимумы с характерными для них типами широколиственных смешанных лесов сменялись фазами похолодания при наступлении ледника. Последний, отступая, создавал климатическую обстановку, благоприятную для расселения и преобладания также хвойных лесов.

[1] Более подробно роль Урала в этих исторических процессах освещена в следующих главах.

вида» (*L. europaea, L. polonica, L. sibirica*). В разбираемом систематическом ряду лиственниц «формой, наиболее близкой к исходной, является *L. europaea*, а напротив, *L. sibirica* наиболее уклоняющейся». Последний вид, в свою очередь, распадается на несколько географических рас; из них ssp. *rossica* (Rgl.) Sukatsch. занимает северо-восток Европейской части СССР, ssp. *obensis* Sukatsch. — бассейн Оби в западной Сибири, ssp. *altaica* (Schaffer) Sukatsch. — Алтай, Саяны и северо-западную Монголию, ssp. *jenisseensis* Sukatsch. — енисейско-иркутский район.

Таким образом можно предположить, что различные формы лиственницы, входя в состав лесного полога северной части Евразии еще в верхнетретичное время, в геологическом смысле позже, в течение плейстоцена, то сокращали значительно область распространения, укрываясь в определенные убежища и почти исчезая полностью на обширных территориях, то появлялись снова, завоевывая более или менее значительные площади и выступая временами в качестве главных лесообразователей.

Как давно установлено, и многие другие древесные породы бореальной области распадаются в пределах своего современного ареала на серии видов или расы, в различной мере четко отграниченные. Достаточно вспомнить виды липы (среднеевропейская *Tilia cordata* Mill., восточноевропейская и западносибирская *Tilia septentrionalis* Rupr., среднесибирская *T. sibirica* Fisch., дальневосточная *T. amurensis* Kom., северокитайская *T. mongolica* Maxim.), также ель европейскую (*Picea excelsa* L.) и сибирскую (*P. obovata* Ldb.), дуб (*Quercus robur* L.) с его формами рано распускающейся (v. *praecox* Czern.) и поздно распускающейся (v. *tardiflora* Czern.). В лице двух последних форм В. Н. Сукачев (34) склонен видеть первоначально географически достаточно обособленные подвиды, которые возникли при разрыве прежнего ареала дуба ледниковым периодом; последний вызывал некоторое время географическую изоляцию и эколого-физиологическое обособление отдельных форм, при последующем расселении, однако, перекрывших свои ареалы. Поздно цветущая форма может, по Сукачеву, считаться более южной по своему происхождению.

Сравнительный анализ ископаемых флор четвертичного времени, кроме того, показывает, что распределение отдельных древесных пород непрерывно менялось, и, подобно сложной конфигурации их современных ареалов, имевшие место неоднократные перемещения границ распределения создавали и в разное время и в разных районах весьма различные по сочетаниям пород насаждения. Так, известно, что для европейской части СССР в рисс-вюрмское межледниковье сибирские ели и пихта доходили до Москвы, т. е. значительно юго-западнее своих современных границ; с другой стороны, в другие фазы того же межледниковья граб, бук и другие широколиственные породы проникали далее, чем теперь, на север и восток (7, 8). На основании изучения торфяников некоторыми авторами высказывались предположения, что после отступания вюрмского оледенения заселение широколиственными породами Европейской части СССР шло не только из западноевропейского центра, но также с юго-востока, вероятно, из убежища между Волгой и Уралом, где тип широколиственных лесов мог пережить, хотя и сильно обедненным, охлаждение климата в течение вюрма.

Необходимо обратить внимание еще на один важный факт. Несомненно, вместе с передвижением древесных пород совершались не менее сложные миграции и травянистых форм, сочетавшихся в определенные флористические комплексы, которые приурочивались в отдельных этапах своего развития к соответствующим типам лесной растительности. Хультен (18) в своей сводке, вполне справедливо на наш взгляд, считает, что значительное ядро современной нам евразиатской бореальной флоры имело максимальное распространение в эпоху «великого межледниковья» (миндель-рисс), когда ареалы многих растений этого типа «простирались непрерывно от Великого до Атлантического океанов». Однако во время «великого оледенения» (рисса) эти ареалы, по той же концепции Хультена, уже «не представляли непрерывного пояса, а были составлены из целого ряда изолированных, но сравнительно крупных элементарных ареалов, занимав-

ших благоприятные для них районы. По мере отступания льда радианты из этих ареалов начали расселяться и заполнили прорывы. Другие же формы почему-либо не успели заполнить разрывы ни в рисс-вюрм, ни в послеледниковое время, и поэтому мы имеем самые разнообразные конфигурации дизъюнкций». Так как при этом происходили не только дефект ареалов, но и морфологическая дифференциация различного объема, часто хорошо подчеркнутая продолжительной географической изоляцией, то возникли многочисленные примеры близко родственных систематических рядов или видовых серий. Аналогичные же процессы предполагаются для так называемых арктo-альпийских флористических типов с той разницей, что здесь крупные миграции должны были происходить для южных (горных) ветвей общего ареала в ледниковое время, а для северных ветвей (в высоких широтах) в межледниковья. Кроме того, часть миграций могла осуществляться и в перигляциальных зонах, когда они проходили по средним широтам, по крайней мере для некоторых (более ксерофилизированных) форм арктo-альпийского и лесного комплекса.

В результате разнообразных трансформаций растительного покрова в плейстоцене и голоцене первоначальная ясная приуроченность определенных форм к тем или иным типам растительных группировок сменилась более сложными отношениями. И одной из ответственных задач историка флоры вместе с систематическим анализом будет увязка истории разбираемых систематических единиц, от их древних, анцестральных типов до современных, со сменами растительности. Некоторый материал по частному решению такой задачи приведен нами в «Анализе реликтовой флоры Южного Урала» (1). Там же было указано, что в эпохи, синхроничные оледенениям, на ряду с вымиранием теплолюбивых элементов или сохранением их в некоторых убежищах, мы должны предположить выработку и наличие достаточно крупных миграций холодостойких форм нашего «плейстоценового флористического комплекса» весьма разнообразного характера (бореальных лесных, степных, луговых), особенно к востоку от Волги, где имелись обширные, свободные ото льда территории, лежавшие далеко к северу и находившиеся вместе с тем под охлаждающим влиянием оледенений.

III

Теперь, вооруженные общим анализом основных закономерностей развития растительности наиболее важной для нас части бореальной области Евразии, сделаем конкретную попытку более точно определить значение тех немногочисленных фактических данных, которые до сих пор известны по ископаемой четвертичной флоре области Урала и прилегающих частей Приуралья, а затем набросаем вероятную картину ботанико-географического развития этой территории с начала плейстоцена. Таким путем мы сможем без труда подойти к современному распределению растительности Урала, как к исторически сложившемуся образованию.

Известно, что Уральская возвышенность по своей геотектонической структуре входит в состав урало-сибирской палеозойской плиты. Будучи отделена от палеозойских горных сооружений северо-запада Азии с конца мезозоя глубоким меридиональным прогибом, заполненным затем мощными осадками верхнемеловых и нижнетретичных морей, Уральская горная страна вновь была спаяна в одно целое с горами Сибири и Казахстана с конца олигоцена; благодаря этому с данного времени могла совершиться свободная миграция наземной растительности. И действительно из сказанного ранее видно, что мио-плиоценовый комплекс последней по общему характеру весьма близок как для Урала, так и для западной Сибири (3, 4, 5). Кроме того, к началу квартера длительные процессы деструкции привели к еще большему снижению и пенепленизации гор Урала, который геоморфологически хотя и выделялся на фоне соседних равнин, по растительности, вероятно, немногим отличался от них. Однако орогеническая фаза миндель-рисского времени, отразившаяся, по мнению некоторых авторов, мощными поднятиями в горах Сибири и Средней Азии, распространилась и на

область Урала, вызвав здесь довольно энергичные эпейрогенические поднятия, которые обусловили рост абсолютных высот и оживление эрозии; последняя еще более усилилась, благодаря опусканиям в области Зауралья и Предуралья.

Названные физико-географические изменения в связи с наступающим похолоданием кануна рисского оледенения, должны были отразиться весьма существенно на перестройке местного растительного покрова. Можно думать, что общее с соседними областями прогрессирующее разрушение основного ядра мезофильных смешанно-хвойных лесов, на Урале привело к более быстрому выпадению теплолюбивых элементов, сравнительно с окружающими равнинами. Еще резче усилился названный процесс в рисское оледенение, когда северная часть Урала покрывается ледниками, а в Среднем и Южном Урале начал постепенно складываться тот физико-географический режим, который характеризовал так называемую перигляциальную зону в самом широком смысле этого понятия. Конечно, как в отдельные отрезки времени эпохи рисского оледенения, так и для разных участков Среднего и Южного Урала характер и степень выраженности общих условий перигляциальной зоны неоднократно существенно менялись.

Так, в максимум оледенения, когда мы можем предполагать развитие местных мелких ледничков и снежников вдоль наиболее крупных горных узлов Урала много южнее границы конечных морен главного ледника — весьма вероятно возникновение на Южном Урале, в его северной возвышенной части, ландшафта, свойственного приледниковому поясу. В пользу этого предположения говорит отчасти широкое распространение здесь тех обширных каменных россыпей, которые возникают в обстановке процессов резко выраженного физического выветривания и столь типично представлены в современных гольцах Сибири. Этой эпохе наибольшего охлаждения, можно думать, соответствует проникновение на Южный Урал с севера, вдоль хребта, некоторых аркто-альпийских элементов, которые ныне сохранились лишь на отдельных, наиболее крупных горных группах центрально-возвышенной части Южного Урала.

Однако гораздо важнее было влияние миграций, шедших с востока более южным путем и оставивших в современной флоре и растительности Южного Урала ряд наслоений, исторически, возможно, также не вполне синхронных, но связанных в основном с широким развитием комплекса лиственничных, сосновых и березовых лесов, который протягивался сюда из горных областей Южной Сибири через территорию казахского мелкосопочника и арало-тобольский водораздел с прилегающими южными частями Западносибирской низменности.

В горных районах Южного Урала, центрального Казахстана весьма вероятна возможность сохранения сибирской ели, пихты, сравнительно южно, даже в те моменты рисского оледенения, когда климат, оставаясь резко континентальным, становился более теплым и когда всего естественнее предположить наибольший расцвет группировок выше охарактеризованной бореальной ксерофитной растительности. Этот своеобразный древнесетной тип бореальной области входил как органический, но вполне самостоятельный элемент лиственничных, сосновых и березовых лесов, создавая тот характерный ландшафт перигляциальной зоны, к которому мы уже применяли термин «плейстоценовой сосново-лиственнично-березовой лесостепи» (1, 35). С данным ландшафтом (исторически в моменты его наибольшего распространения) мы склонны связать первую наиболее мощную инвазию из средней и восточной Сибири (via Южный Урал — центральный Казахстан) в восточную и центральную Европу тех флористических групп восточносибирского происхождения, которые ныне оторваны от области своего автохтонного развития более или менее обширными дизъюнкциями и вместе с тем для Средней Европы входят в качестве реликтовых форм в состав современной субальпийской или бореальной лесной растительности. Примеры их приводились в «Анализе реликтовой флоры Южного Урала» (1).

Что касается типа широколиственных лесов, то, возможно, он был в течение рисса настолько разрушен на площади Южного Урала, что все характерные элементы его здесь полностью исчезли, а из травянистой растительности сохра-

нились формы наиболее неприхотливые, смогшие пережить неблагоприятный для широколиственных пород холодно-континентальный климатический режим. Мы думаем, что территории, лежащие к западу от гор Урала, между последним и Волгой, в особенности повышенные пространства Общего Сырта с прилегающими с севера экстраглациальными частями Заволжской возвышенности, выступали более надежными рефугиумами для мезофильной растительности.

Здесь среди эродированного, достаточно рассеченного рельефа, особенно в более южных районах, вероятно, нашли себе убежище относительно теплолюбивые элементы, оставшиеся от климатических оптимумов великого межледниковья (миндель—рисса) и, в частности, сильно обедненные остатки ценозов широколиственных лесов. К таковым, кроме некоторых древесных пород, могли относиться, напр., *Mulgedium hispidum* DC., *Knautia tatarica* (L.) Litw., *Lathyrus Litvinovii* Iljin, которые в горах Кавказа и Крыма имеют близко-родственные формы. Последние, напр. в лице кавказских *Knautia montana* (M. B.) DC. (incl. *K. heterotricha* C. Koch.) и *Mulgedium macrophyllum* DC., встречаются довольно высоко в горах, проникая из лесного пояса в субальпийский. Но это не должно удивлять, если принять во внимание, что эти виды, как замещающие их уральские, вероятно, представляют наиболее холодостойкие расы, отобравшиеся в процессах преобразования типа прежней более термофильной лесной растительности. Приуроченность основного ареала *Mulgedium hispidum*, *Knautia tatarica*, *Lathyrus Litvinovii* именно к областям современного развития широколиственных лесов Заволжья и Урала или к территориям, на которых последние играли большую роль в недалеком прошлом, достаточно отчетливо выражена. Проникновение *M. hispidum* и *K. tatarica* в область темнохвойной тайги отчасти является вторичным и связано (еще по наблюдениям Коржинского) с порубками.

Исходя из сказанного, можно предложить следующую гипотетическую ботанико-географическую карточку Южного Урала и Приуралья для сухой, холодно-континентальной фазы в эпоху рисского оледенения (фиг. 2, *I*).

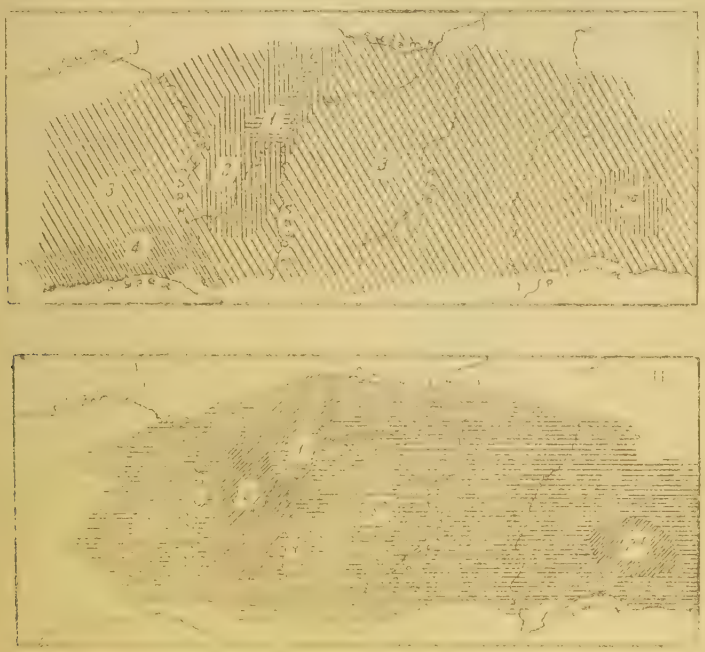
В этой картографической схеме нашла себе отражение набросанная выше реконструкция распределения главнейших группировок растительности.

По мере отступания рисского оледенения, постепенного изменения общеклиматических условий началась новая существенная перестройка растительного покрова, и мы для середины рисс-вюрма, базируясь на данных ископаемых флор как на западном склоне Урала (9), так и для областей к западу от Волги (7, 8), имеем основание предполагать для фазы климатического оптимума (относительно-влажного и теплого климата) хорошее развитие широколиственных лесов. Наиболее богато и разнообразно они были представлены в Заволжье и на западном склоне Урала, распространившись здесь из убежищ, где они пережили похолодание рисского оледенения, а кроме того, получив ряд элементов с Запада, где тип широколиственных смешанных лесов хотя и не достигал богатства и разнообразия миндель-рисского климатического оптимума, но имел достаточно теплолюбивых форм. Комплекс лиственничных, сосновых, березовых лесов, вместе с сопутствующими им бореально-степными группировками, оттеснялся, главным образом, в предгорья восточного склона, а также в центрально возвышенную область Южного Урала, где нашли приют также ель, пихта, а на крупных хребтах элементы арктической растительности, теперь, однако, потерявшей непосредственную связь с Северным Уралом. В общей схеме распределение растительности приближалось к современному.

Что касается Зауралья с северным Казахстаном и южной частью западной Сибири, то в этот климатический оптимум рисс-вюрма не исключена вероятность проникновения некоторых широколиственных пород, напр. липы (через пониженный Средний Урал), дуба (в более южных районах), хотя преобладающими элементами ландшафта могли оставаться леса из лиственницы, сосны (особенно на грубых почвах) и березы.[1]

[1] Для территории современных степей и южной части лесостепи Урала и Приуралья в наиболее сухие фазы рисс-вюрма возможно проникновение ксерофильной растительности средиземноморского центра, хотя за отсутствием ископаемой флоры это нужно доказать спе-

Сказанное находит себе отражение на ботанико-географической карточке Ю. Урала и Приуралья в фазу климатического оптимума рисс-вюрмского межледниковья (фиг. 2, *II*).



Фиг. 2. Главные этапы развития растительности Южного Урала и Приуралья в раннеплейстоценовое время.

I. Ботанико-географическая карта для сухой, холодно-континентальной фазы в эпоху рисского оледенения: *1* —в центрально-возвышенной области Южного Урала преобладание обширных поверхностей каменных россыпей, участков лугов и горной тундрового характера растительности из арктo-альпийских элементов, проникших по хребту из Северного Урала; не исключена возможность местного эмбрионального оледенения; *2*— лиственничные, сосновые леса с примесью темнохвойных (ели, пихты) в области предгорий Урала; *2а* — то же в казахском мелкосопочнике; *3* — в равнинах Предуралья и Зауралья комплексы сосновых, лиственничных, березовых лесов, перемежаемые, как и в предгорьях Урала и в казахском мелкосопочнике, степными участками («периглациальные степи»); в травянистой степной и лесной растительности очень многочисленные элементы, которые ныне свойственны аналогичного типа светлохвойным лесам и горным степям средней и южной Сибири и вместе с тем входят в состав уральской реликтовой флоры («холодная ранне-плейстоценовая лесостепь»); *4* — участки широколиственных лесов с наиболее холодостойкими элементами растительности миндель-рисса.

II. Ботанико-географическая карточка климатического оптимума рисс-вюрмского межледниковья: *1* — сильно сократившаяся по площади и обедненная по составу растительность из арктo-альпийских элементов с участками леса (ель, пихта, лиственница, сосна) в центрально-возвышенной области Южного Урала; *2* — комплекс сосновых, лиственничных, березовых лесов с примесью широколиственных пород в предгорьях Южного Урала; *2а* — еще более разрушенный по составу комплекс лиственничных, сосновых, березовых лесов, возможно, с примесью широколиственных пород, в казахском мелкосопочнике; *3* — смешанные широколиственные леса из остатков миндель-рисской растительности, дополненной теплолюбивыми элементами, иммигрировавшими с Запада в Предуралье; *3а* — комплекс лиственничных, сосновых (на грубых почвах) и березовых лесов, вероятно с примесью широколиственных пород (липа на севере, дуб) в равнинах Зауралья и западной Сибири; возможно, при увеличении сухости климата, проникновение с юга ксерофитной (степной и полупустынной) растительности.

Наступление относительно менее мощного для Европы вюрмского оледенения отразилось, однако, довольно заметно на Урале: на севере граница ледников приближалась к южной границе рисского оледенения, а в Южном Урале,

циальным историко-флористическим анализом. По указанию Сукачева (7) в центральных и северных частях СССР в течение рисс-вюрма не констатировано каких-либо следов сухого степного периода» к Западу от Волги.

возможно, создавался свой местный центр, если только правильны указания А. Усова (36) на существование настоящих ледниковых отложений в верховьях Уфы, лежащих абсолютно довольно низко.

Действительно, даже уже после вюрма, в начале голоцена, судя по остаткам в торфяниках (для Южного Урала — во время бореальной, а для Среднего Урала — в начале атлантической эпохи), наблюдается определенное господство лиственницы.

Этот факт, в связи с общими физико-географическими условиями вюрма, насколько они известны палеогеографам, дает основание для следующего палеогеографического построения. После климатического оптимума рисс-вюрма к концу этого межледниковья произошла значительная редукция типа широколиственных лесов на Урале и в Приуралье, а во время вюрмского оледенения, когда на данной территории установился физико-географический режим сухой и холодно-континентальной в значительной степени напоминающий перигляциальный, растительный покров начал постепенно приближаться к тому, что было в аналогичную же по климату фазу рисского оледенения.

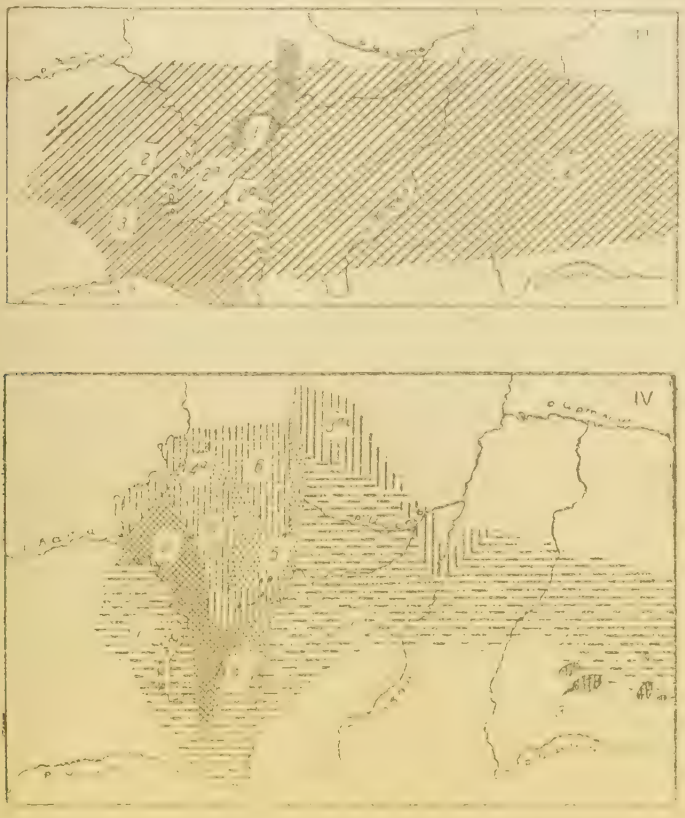
Господствовать стали лиственничные, сосновые и березовые леса с сопутствующим им типом бореальных степей. Этот характерный комплекс распространялся не только на Уральскую возвышенность, но также на Приуралье и Зауралье, северный Казахстан. И таким образом возобновилась энергичная миграция соответствующих данным типам растительности, главным образом восточносибирских, элементов на запад, а также, в известной мере, и европейских на восток, причем наша территория выступила важным районом, на котором задержался ряд мигрантов, в одних случаях нашедших здесь свою крайнюю границу (восточную или западную), в других — давших впоследствии эндемичные уральские расы.

В ту же эпоху в центрально-возвышенной области Южного Урала несколько расширили свою территорию высокогорная растительность, и, вероятно, играли известную роль, на ряду со светлохвойными, и темнохвойные породы, в частности сибирская ель. Что касается типа широколиственных лесов, то он был, можно думать, ограничен опять преимущественно возвышенным Заволжьем (Общий Сырт) и, возможно, югом Приволжской возвышенности, где, благодаря более южному положению, а для конца вюрма, вепр., вследствие умеряющего влияния Хвалынского моря, вступившего Каспийскую низменность, климатические условия были более благоприятны в отношении тепла и влаги.

Пространственно выраженная, только что набросанная концепция находит себе отражение на следующей ботанико-географической карточке Южного Урала и Приуралья в сухую, холодно-континентальную фазу эпохи вюрмского оледенения (фиг. 3, *III*). Вюрмская эпоха важна в том отношении, что современные типы местных лиственничных, сосновых и березовых лесов сформировались именно в это время.

Судя по характерному ареалу в Европейской части СССР *Larix sibirica* ssp. *rossica*, данная раса, как бы следуя за отступающим краем вюрмского ледника, успела проникнуть в тайгу только на запад и северу от 55° с. ш. Но если на Урале лиственничные леса до сих пор на значительной территории составляют заметный элемент ландшафта, то в равнинах Европейской части СССР лиственница приурочена теперь к речным долинам, как недавно показал А. П. Ильинский (37), вполне законно, вслед за В. Н. Сукачевым (33), считающий вымершей европейскую часть ареала *Larix sibirica* ssp. *rossica* реликтовой, ныне как сущейся в состоянии сокращения. Это связано в первую очередь с теми климатическими изменениями голоцена, которые сопровождались существенными перестройками растительного покрова и его передвижками. Так, наступившее непосредственно вслед за холодной, так называемой бореальной эпохой, потепление отразилось прежде всего на том, что вызвало для всей восточной Европы новый расцвет типа широколиственных лесов. Последние в Предуралье также выступили из своих убежищ и проникли не только в предгорья западного склона Урала, но и вдоль повы-

шенных районов Заволжья довольно далеко на север. Увеличение [illegible] ленное ростом сухости климата в следующей суббореальной эпохе, способ[illegible] вало продвижению широколиственных пород еще глубже в горные районы и [illegible]



Фиг. 3. Главные этапы развития растительности Южного Урала и Приуралья в конце плейстоцена и в голоцене.

III. Фаза сухого, холодно-континентального климата вюрмского оледенения: *1* — расширения территории с арктo-альпийскими элементами, возможно небольшое местное оледенение альпийского типа в северной части центрально-возвышенной области Южного Урала; — *2* — в равнинах Зауралья и Предуралья разнообразный комплекс лиственничных, сосновых, березовых лесов, перемежаемых участками степной растительности; *2а* — в предгорьях Южного Урала к сосне, лиственнице, березе, возможно, примесь ели, пихты; кроме сохранившихся, главным образом, в предгорьях Урала и в казахском мелкосопочнике от времени рисского оледенения реликтовых степных и лесных элементов, новая иммиграция того же типа из горной Сибири и отчасти из Европы; начало обособления местных эндемов («холодная позднеплейстоценовая лесостепь»); *3* — обедненные смешанные широколиственные леса на Общем Сырте и в южном Заволжье.

IV. Ксеротермическая фаза голоцена с сухим теплым климатом: *1* — область степей, а в северной части островных лесов, главным образом березовых в Зауралье, дубовых и березовых в Предуралье; на грубых почвах местами сосна и лиственница; проникновение далеко на север мощной волны южных ксерофитов-степняков, автохтонно развивавшихся в области древнего Средиземья, южном Казахстане. В равнинах западной Сибири широкое развитие процессов засоления, образования солончаков на месте высыхающих водоемов, солонцов, развитие специализированных галофитных комплексов. Исчезновение большинства древних бореальных степных и лесных элементов, связанных с фазами холодной плейстоценовой лесостепи; *2* — широколиственные смешанные леса западного склона Южного Урала; *3* — островные сосновые и березовые леса со степными участками в [illegible] *4* — лиственнично-сосново-березовая лесостепь восточного склона Урала с обилием степных участков, сохранивших [illegible] *4а* — лесостепь западного склона Урала, с [illegible] участков, [illegible] кроме дуба, березы, сосны, имеют также темнохвойные породы, *5* — участки гольцов в возвышенной части Южного Урала; *6* — елово-пихтовые леса, с примесью широколиственных пород Южного и Среднего Урала.

дальше на север, в Предуралье (10). Вместе с тем в это же время [illegible] начала [illegible] богатая степная флора, которая [illegible] форми- [illegible] областях, питаясь, [illegible] центра, как [illegible] показывают соответствующий систематический анализ и история развития ареалов.

Эта относительно молодая инвазия южных ксерофитов в нашей области Урала и Приуралья захватила и территории, заселенные более древней ксерофит- [illegible] бореальной степной растительности, сформировавшейся еще [illegible]. Благодаря этому, такой характерный представитель последней, [illegible] (Anemastrum) [illegible] вместе с синхроничными ему древ- [illegible] элементами, как мы уже имели случай видеть (1), [illegible] в ряде [illegible]. Мы, конечно, имеем в виду нашу территорию Урала.

С [illegible] периодами и были [illegible] глубокие проник- [illegible] степных и [illegible] (уже в современном зна- [illegible] Урала, и [illegible] более или менее [illegible] территории [illegible] Красноуфимско- [illegible] вместе в один [illegible] 56—57°. Нужно предположить [illegible] растительности отдельных [illegible] ксеротермического [illegible] и в начале после- [illegible] периода. Дело в том, что в голо- [illegible] Европы большую роль, [illegible] в области [illegible] в частности европейская [illegible] в плейстоцене [illegible] распространялись [illegible] при изме- [illegible] древние [illegible] (березовые) леса, [illegible])

Таким образом, [illegible] Урала в [illegible] сухого и [illegible] периода, далеко про- [illegible] ных районов.

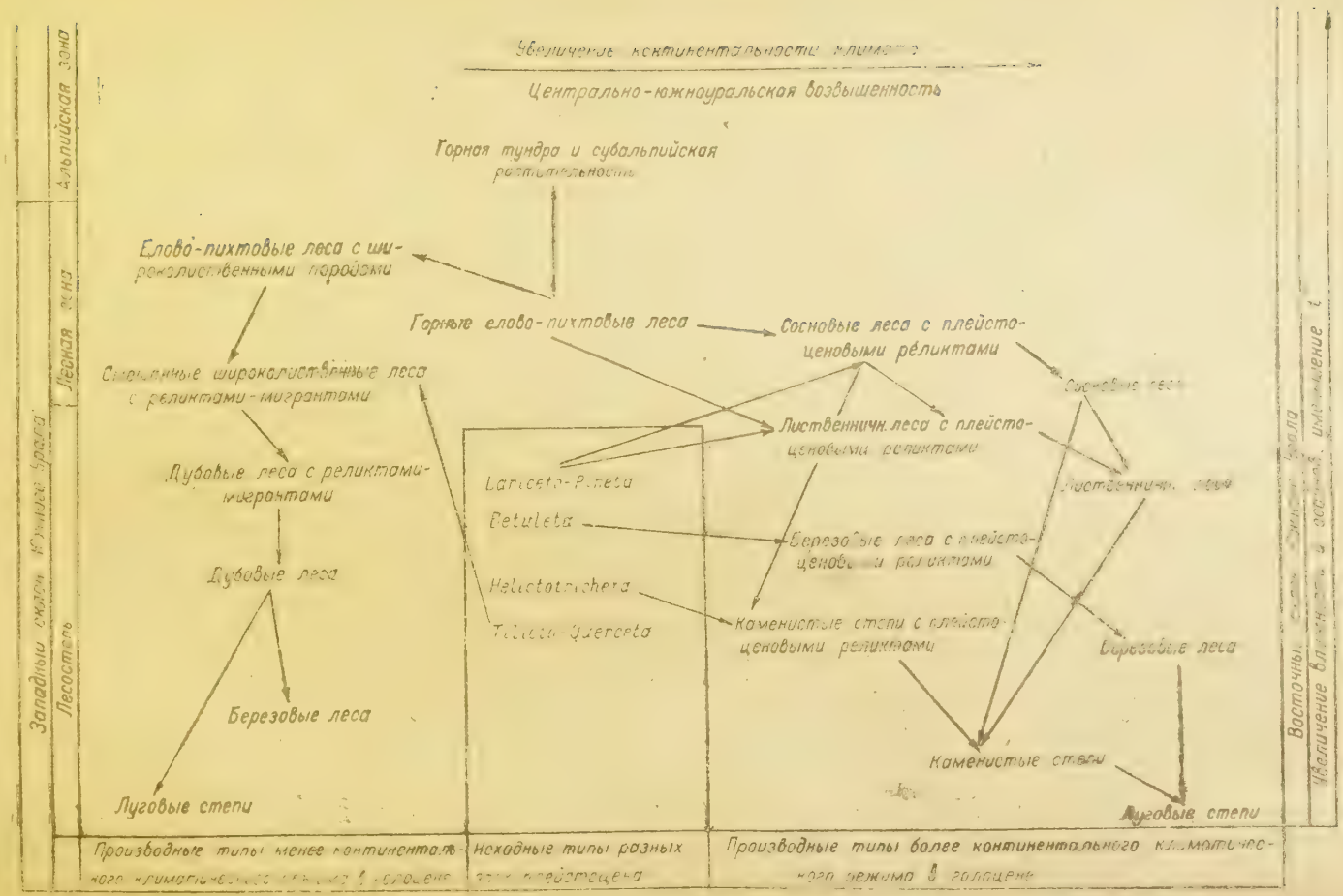
[illegible] для Заурала. [illegible] большей кон- [illegible]. Кроме того, [illegible] находки [illegible] служить под- [illegible] в данном [illegible] и [illegible] в степных [illegible] ксеротермического периода, когда [illegible] пород лесообразо-

вателями остались только сосна, береза, но, кроме того, травянистая растительность насыщалась южными ксерофитными элементами, с рядом высоко специализированных, главным образом галофитных форм. Это был период, когда окончательно разрушилась на данном участке (от Урала до Алтая) прежняя «плейстоценовая сосново-лиственнично-березовая лесостепь» и характерные элементы «плейстоценового флористического комплекса» частично уцелели только в изолированных убежищах, подобно ильмтауским, баянаульским и каркаралинским горным группам. Данная редукция распространилась не на одни лишь лесные и луговые формы, но захватила и группу плейстоценовых бореальных ксерофитов.

Уральская возвышенность, однако, оказалась более мощным рефугиумом для плейстоценовых элементов, что, прежде всего, связано с тем, что более северное географическое положение и резко выраженный горный рельеф способствовали менее глубокому изменению общих физико-географических условий, в свое время благоприятствовавших развитию в холодно-континентальные сухие эпохи плейстоцена сосновых, лиственничных, березовых лесов и бореально-ксерофитной степной растительности. Поскольку этот своеобразный комплекс развивался здесь длительное время, еще с начала рисса, флористические связи с древним сибирским центром доныне выражены на Урале очень отчетливо для разных типов растительности. Ксеротермический период, конечно, внес существенные нарушения, но менее значительные, чем на прилегающих равнинах, так как Уральская возвышенность физико-географически отличалась от последних, продолжая сохранять ряд особенностей растительного покрова.

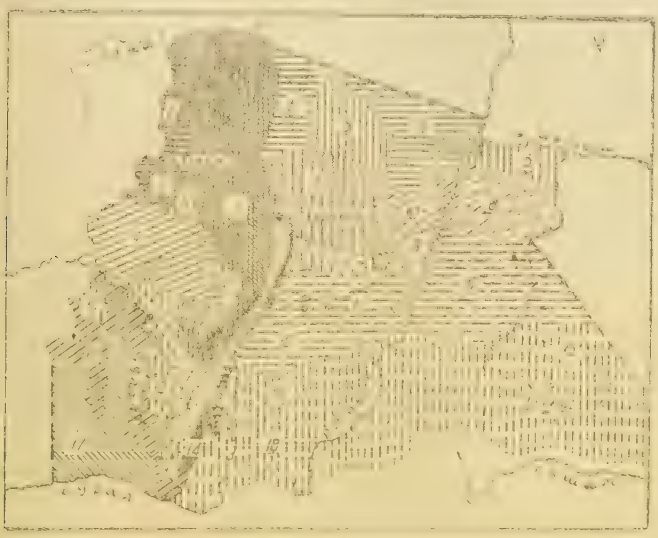
Данные соотношения представлены на ботанико-географической карте Южного и Среднего Урала и Приуралья в ксеротермический период голоцена (фиг. 3, *IV*).

В дальнейшем ходе событий, приближаясь к современности, нужно отметить следующие характерные черты развития растительности. Географическое положение Урала, вытянутого длинным меридиональным барьером на границе Азии и Европы, поставило его на рубеже двух типов циркуляции и атмосферы: более влажного и теплого атлантического и резко континентального, холодного, относительно сухого сибирского. В связи с этим при наступлении субатлантического периода (более влажного и холодного, чем ксеротермический) еще резче на Уральской возвышенности стали проявляться черты холодно-континентального климатического режима (антициклональный тип погоды, особенно зимой, хорошо выраженная нижняя температурная инверсия, не только в зимние, но и в летние месяцы), что сближало физико-географически горы Урала с районами горной Сибири и тем самым способствовало дальнейшему сохранению общего с последней прежнего ландшафта лиственничных, сосновых и березовых лесов, особенно на восточном склоне Урала, где этот комплекс частично распространился и на степные пространства. Наоборот, на тех территориях западного склона, где умеряющие континентальность западные циклоны осаждали приносимую влагу, поступательное движение обнаружил тип широколиственных лесов, который начал постепенно захватывать как степные территории, так и прилегающие к нему сосновые, лиственничные и березовые леса. Для центрально-возвышенной области Южного Урала и для более северных частей его западного склона такую же активную роль начали играть темнохвойные породы (ель и пихта), которые к настоящему времени местами частично поглотили площади светлохвойных и мелколиственных лесов, а также проникли до известного предела и на территории, занятые широколиственными породами, создав особый пояс смешанных темнохвойно-широколиственных лесов. Кроме того, в центрально-возвышенной области Южного Урала произошло значительное передвижение вверх нижней границы гольцового пояса, что видно из заметного облесения древних каменных россыпей, входивших раньше в гольцовый пояс. В этом вертикальном перемещении границы леса, имеющем в среднем по высоте амплитуду до 250 м, принимают участие как темнохвойные, так и светлохвойные и мелколиственные породы.



Фиг. 4. Схема эколого-географических и историко-генетических взаимоотношений основных группировок лесной и степной растительности Южного Урала.

Динамика всех только что перечисленных процессов, повидимому, в настоящее время еще не завершенных до конца, может быть для удобства обозрения представлена на «Схеме эколого-географических и историко-генетических взаимоотношений основных группировок лесной и степной растительности Южного Урала» (фиг. 4), отчасти построенной на основе всего проделанного выше палеогеографического анализа, находящего в ней свое завершение.



Фиг. 5. Ботанико-географическая карточка Южного и Среднего Урала и Приуралья в современный геологический период.

V: *1* — альпийская и субальпийская зона; *2* — елово-пихтовые леса Предуралья; *3* — елово-пихтовые леса Уральской возвышенности с примесью лиственницы, кедра (на севере), широколиственных пород (в южной и средней части); *4* — елово-пихтовые леса с примесью широколиственных пород в Предуралье; *5* — елово-пихтовые леса Зауралья; *6* — сосновые и березовые леса Зауралья и Приуралья; *7* — сосново-лиственничные леса Уральской возвышенности; *8* — березовые леса Зауралья. Лесостепная зона; *9* — сосновые и березовые леса с участками луговых степей в Зауралье: *10* — сосновые леса со степными элементами в Зауралье; *11* — смешанные и хвойные леса с участками степей среди елово-пихтовой тайги на западном склоне Урала; *12* — широколиственные леса с преобладанием липы в предгорьях западного склона Урала и в Предуралье; *13* — сосново-лиственничные и березовые леса с участками степей на восточном склоне Урала; *14* — березовые леса с участками степей в Присакмарье; *15* — луговые степи с островными березовыми, дубовыми, реже смешанными широколиственными или сосновыми лесами в Предуралье; *16* — луговые степи с березовыми, сосновыми островными лесами и обилием солончаково-солонцовых комплексов в Зауралье. Степная зона: *17* — ковыльно-разнотравные степи Предуралья с участками березовых и широколиственных лесов; *18* — ковыльно-разнотравные степи Зауралья с обилием солонцово-солончаковых комплексов, участками сосновых и березовых лесов; *19* — относительно крупные массивы сосновых боров с участками березовых лесков, разнообразного типа степей в казахском мелкосопочнике.

Кроме того, представляемая здесь ботанико-географическая карточка Южного и Среднего Урала и Приуралья в современный геологический период (фиг. 5), по существу продолжая четыре предыдущих палеогеографических схемы (фиг. 2 и 3), естественно завершает их показом того, в какие пространственные формы вылились к настоящему времени описанные здесь исторические процессы перестройки растительного покрова. Иными словами, если последняя схема (фиг. 5) дает нам картографическое изображение растительности в современный геологический период, то предыдущая схема (фиг. 4) дополняет статику динамическими моментами и не только намечает дальнейшие пути развития соответствующих группировок растительности, но и создает возможность легче увязать последние с теми элементами древних типов растительности.

которые, соответственно преобразовавшись, дошли до нашего времени вместе с сопутствующими им реликтовыми флористическими элементами.

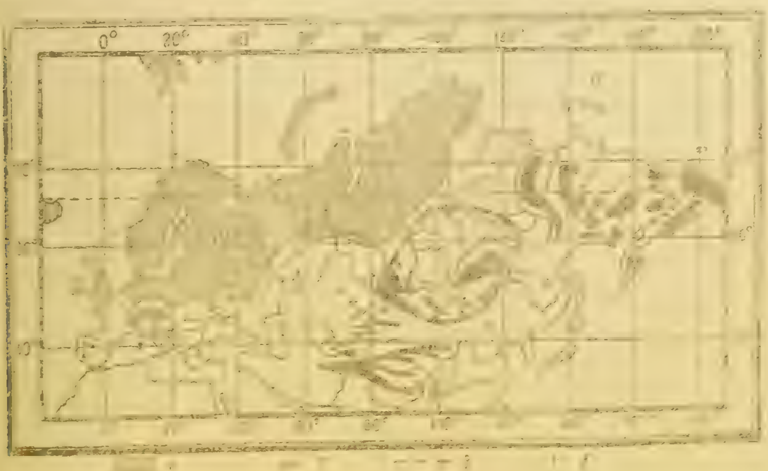
Уже в нашем предварительном обзоре реликтовой флоры Южного Урала (1) было отмечено, что большинство представителей последней относится к тем группам степных, лесных, луговых форм, которые наиболее характерны для области господства лиственничных, сосновых лесов в горной лесостепи южной и средней Сибири, где можно искать основной центр возникновения и развития как этих форм, так и близких к ним систематически видов. В своих прежних работах (1, 35) мы уже высказывали уверенность в том, что данная категория уральских реликтов является результатом распространения на уральскую территорию сибирского типа Laricetum, Pinetum, Betuletum и бореально-степных группировок в сухие, холодно-континентальные фазы плейстоцена. Общие палеогеографические построения настоящей работы, вместе с приведенным в ней фактическим материалом, уточняя нашу прежнюю концепцию, могут служить обоснованием ее в отношении более определенной хронологической датировки событий. Кроме того, теперь более ясной становится причина относительного богатства уральской флоры плейстоценовыми реликтами бореального типа, также понятны обстоятельства, приведшие к исчезновению подобных форм в окружающих с запада и востока равнинах.

Возможность сохранения в уральском убежище известной части характерного еще с эпохи рисского оледенения комплекса реликтовых форм была связана, кроме общности палеогеографического развития Урала и горной Сибири, также с замечательной особенностью горных светлохвойных (сосновых, лиственничных) и мелколиственных (березовых) лесов, дающей возможность существовать целому ряду бореально-степных элементов под пологом этого типа насаждений, как это давно было подмечено рядом исследователей. В этом отношении обстановка, создаваемая густой сенью широколиственных лесов, представляется иной и во всяком случае мало благоприятствующей сохранению степных форм в случае надвигания леса на степную территорию. А между тем в рамках интересующего нас отрезка геологической летописи нужно предполагать наличие таких процессов неоднократно для областей современной лесостепи от Среднерусской возвышенности до гор средней и южной Сибири включительно.

Мы не без некоторого основания употребляли термин «холодная (климатически) плейстоценовая лесостепь», так как она может быть противопоставлена [illegible] теплой голоценовой лесостепи, преимущественно европейской стороны. Лесостепь в нашем толковании есть не просто переходная полоса от лесной к степной зоне, а вполне самостоятельная область, которая имела [illegible] образования и развития своей флоры и растительности. Необходимо, однако, отметить, что понятие о лесостепи в принятом нами объеме [illegible] как территории с преобладанием леса над луговостепными группировками, так и, наоборот, территории, где луговые степи доминируют над лесом. Кроме того, употребляя термин «плейстоценовая лесостепь», мы это делаем [illegible] во избежание придумывания нового названия для всей своеобразной ботанико-географической области, которая существовала в эпоху оледенения в перигляциальной зоне восточной Европы, а для Урала и Сибири и в смежных экстрагляциальных районах. Нам представляется, что [illegible] сухого холодно-континентального климата [illegible] флористических типов происходило [illegible] формообразование [illegible] бореального комплекса, который [illegible] генерация, в составе [illegible] степной. Чем ближе мы к первоначальным стадиям формирования бореально-степной флоры в действительности, тем яснее связь их с исходными [illegible], и чем дальше мы продвигаемся на восток от Европы в Азию, тем многочисленнее и разнообразнее такие примеры. Палеогеографический анализ, хотя и схематично проделанный в данной работе, [illegible]. Конкретные примеры можно почерпнуть в [illegible] Хультена (18). Некоторые виды разобраны в такой перспективе на страницах

«Анализа реликтовой флоры Южного Урала» (1), а также у Подпера (Podpera) в его работе, посвященной анализу степных элементов Урала (38).

Действительно, обращаясь к области гор Южной Сибири, Северной Монголии, где палеогеографические данные свидетельствуют о [illegible] физико-географического режима [illegible], мы видим, что здесь растительность и по своему составу, и по группировкам, и по характеру ландшафта доныне наиболее приближается к [illegible] плейстоценовой лесостепи», особенно в области развития лиственничной и [illegible] тайги. Растительность Уральской возвышенности и казахского мелкосопочника, как претерпевшая более глубокие и сложные трансформации в голоцене, [illegible] элементы плейстоценовой лесостепи значительно [illegible], причем на Урале наряду с горно-степными остались [illegible] субальпийские реликты, а в казахском мелкосопочнике преимущественно [illegible].



Фиг. 6. Карточка плейстоценовых оледенений и убежищ плейстоценовых реликтов в Северной Евразии.

1 — оледенение покровного типа (ледниковые щиты); *2* — оледенения альпийского и скандинавского типа в горах Европы и Азии; *3* — область автохтонного развития и наибольшего сохранения «плейстоценового флористического комплекса», питавшего холодную плейстоценовую лесостепь; *4* — убежища плейстоценовых реликтов (главным образом бореальных, лесных и степных).

К западу от Урала, вплоть до Европы, представители [illegible] плейстоценовой лесостепи уцелели уже в ничтожном числе в ряде изолированных пунктов; обычно это относительно небольшие по площади районы с более или менее сильно расчлененным рельефом; таковы, напр., некоторые участки возвышенного Предуралья, Среднерусской возвышенности (39, 40, 41), Волыно-Подольской возвышенности (42), и, наконец, в Карпатах и в горах Средней Европы, [illegible] установлен ряд форм, представляющих плейстоценовых иммигрантов из Восточной Азии (43).

Сказанное можно иллюстрировать «Карточкой плейстоценовых оледенений и убежищ плейстоценовых реликтов в Северной Евразии»[1] (фиг. 6).

Присматриваясь к географическому распределению такого рода рефугиумов, мы обнаруживаем следующее. Те из них, которые расположены в Европейской части СССР, лежат в непосредственной близости от границ оледенений на территории [illegible] внеледниковой зоны, а восточнее, за Уралом, убежища

---

[1] Границы оледенений [illegible] Постоянной комиссии по истории флоры и растительности при Ботаническом институте Академии Наук СССР. На [illegible] и Балтийского морей, чтобы не [illegible].

связаны или с современной областью лиственничных, сосновых, березовых лесов или с районами, где таковые, можно думать, составляли главный элемент ландшафта в эпохи оледенений; 2) многие из убежищ приходятся на территории, которые ныне принадлежат лесостепи или прилегающим к ней частям лесной и степной зон. Эти ботанико-географические и флористические соотношения, конечно, не случайны и обязаны, в основном, вышеперечисленным причинам исторического порядка и, в частности, по нашему мнению, вытекают из важного факта значительной древности ландшафта лесостепной зоны, особенно по сравнению с тайгой в области эрратики.

Конечно, это не свидетельствует о неизменности ландшафта лесостепи. Ее растительность непрерывно менялась, как уже показано на нашей «Схеме основных путей развития главных типов лесной и степной растительности в плейстоцене и голоцене для территории лесостепи с прилегающими частями степной и лесной областей» (фиг. 1), причем, естественно, каждая новая фаза сопровождалась своими группировками растительности и их полным или частичным обновлением в отношении общего характера и флористического состава.

Руководящей задачей историка флоры и растительности и должен являться планомерный анализ всех исторических наслоений в местном растительном покрове, с учетом их вероятного значения для каждого этапа развития, возможностей сохранения отдельных форм, причин перехода последних в реликтовое состояние. Конечно, также необходимо принимать во внимание и локальные географические особенности исторического процесса для данной территории. Всё это — общеизвестные положения, но они нередко упускаются из вида в частных решениях вопроса.

Как видит читатель, ряд выводов нашей работы лишний раз подтверждает правильность взглядов Д. И. Литвинова (44, 45) на значение для расшифровки истории флоры и растительности некоторых элементов, входящих в растительный покров «горных сосняков» и каменистых склонов территории Европейской части СССР. Предлагаемые нами исторические концепции, частично опирающиеся на литературные данные, частично на материалы, полученные в процессе изучения растительности Урала, вносят принципиальные уточнения в общепринятые представления, в частности в отношении исторической перспективы. В связи с этим нужно заметить, что наши выводы существенно отличаются от тех, к которым приходит в последнее время почтенный исследователь Поволжья И. И. Спрыгин (46, 47); гораздо более общего у нас с Ю. Д. Клеоповым (48, 49), особенно тщательно изучившим послетретичную историю флоры и растительности Украины.[1]

Можно надеяться, что теперь, в связи с образованием в Ботаническом институте Академии Наук СССР Постоянной комиссии по истории флоры и растительности, затронутые в нашей работе проблемы будут подвергнуты тщательному, планомерному изучению коллективом советских ботаников и, таким образом, общими усилиями все детали истории флоры и растительности СССР будут освещены более глубоко и совершенно, чем это сделано в последней сводке Хультена (18) и затронуто в наших работах применительно к территории Уральской возвышенности.

ЛИТЕРАТУРА

1. Крашенинников И. М. Анализ реликтовой флоры Южного Урала, в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена. Сов. бот., 1937, № 4. — 2. Криштофович А. Н. Новые данные к верхнетретичной флоре северо-западной Сибири. Изв. Геолог. комитета, т. XLVI, № 7, 1928. — 3. Сукачев В. Н. Иртышская фитопалеонтологическая экспедиция Академии Наук. Сб. «Экспедиции Академии Наук 1931 г.», Лгр., 1932. — 4. Сукачев В. Н. Исследования четвертичных отложений Нижне-Иртышского края

[1] Две странички, посвященные истории растительности во «Флоре Урала» В. С. Говорухина (1937), настолько схематизируют процессы изменения растительного покрова, что сделать какие-нибудь общие выводы из взглядов автора крайне затруднительно. Еще более схематичны исторические концепции в работе В. Ф. Семенова «Растительность Омской области» (1937).

Сб. «Экспедиции Академии Наук 1932 г.», Лгр., 193[illegible] — 5. [illegible] гичные отложения Ишима и низовьев Тобола. [illegible] логии, т. 16 (1), 1938. — 6. Ярмоленко А. В. [illegible] тиграфии осадочных толщ. Сов. бот., 1931, № 2. — 7. [illegible] развития растительности СССР во время [illegible] СССР, 1936. — 8. Сукачев В. Н. История растите[illegible] СССР [illegible] Растительность СССР, т. I, Изд. Акад. Наук СССР, 1939. — 9. Геологическая карта Урала Объяснительная записка. 1931, стр. 100. — 10. [illegible] und Paleontologie des Pliozäns und Pleistozäns von Mittel- [illegible] und West-Sib[illegible] Eclogae Geologicae Helvetiae, 28, 1, 1935. — 11. Архангельский А. Д., Шатский Н. Е. Краткий очерк геологической структуры [illegible] Наук СССР, 1937. — 12. Герасимов И. П. и Марков К. К. [illegible] в ледниковую эпоху. Проблемы реликтов во флоре СССР, вып. 1, [illegible] Акад. Наук СССР, 1938. — 13. Григорьев А. А. [illegible] Кепс Акад. Наук, № 80. — 14. Григорьев А. А. Геология, [illegible] Ленско-Алданского плато и Верхоянского хребта. Материалы [illegible] АССР, вып. 4, 1926. — 15. Криштофович А. Н. [illegible] винций Северного полушария с конца мелового пер[illegible] — 16. [illegible] чев В. С. Геологическая карта Ленского золотоносного района. [illegible] в золотоносных районах Сибири. 1910, стр. 242. — 17. Герасимов А. П. Геологическая карта Ленского золотоносного района. Геологические [illegible] Сибири. 1907, стр. 133—136. — 18. Hulten E. Outline of the history of arctic and boreal biota during the Quaternary period. 1937. — 19. [illegible] очерк Западносибирской низменности. Тр. [illegible] — 20. [illegible] П. А. Коссожские флоры Западной Сибири. Тр. Биолог. н.-и. инст. Томск. унив., т. I, 1935. — 21. Горшенин К. П. Почвы черноземной полосы Западной Сибири. Зап. Зап.-Сиб. отд. Географ. общ., т. 39, вып. 2, 1927. — 22. Никитин В. В. Почвы и общая характеристика природных условий лесостепного Зауралья. Изв. н.-и. инст. и биолог. станции Пермск. унив., т. 3, вып. 4, 1926. — 23. Иванова Н. А. и Крашенинников И. М. К истории развития растительных ландшафтов Западной Сибири. Землеведение, т. 36, вып. 1, 1934. — 24. Генкель А. А. и Красовский П. Н. Материалы по изучению озер, займищ, болот и торфяников [illegible] — 25. Гордягин А. Я. К флоре Акмолинской [illegible] 1916. — 26. Крашенинников И. М. Растительный покров Киргизской республики. — 27. Жаркова А. М. К изучению торфяников Боровской лесной дачи б. Кокчетавского у. Акмолинской обл. Изв. Зап.-Сиб. отд. Географ. общ., т. V, 1926. — 28. Криштофович А. Н. О следах произрастания дуба в Киргизской степи Тургайской области. Изв. Акад. Наук, 1915. — 29. Пригоровский М. М. Несколько данных о континентальных третичных отложениях Тургайской области. Изв. Акад. Наук, 1915. — 30. Гордягин А. Я. К вопросу о зимнем испарении некоторых древесных пород. Тр. Общ. естествоисп. при Казанск. унив., т. L, вып. 5, 1925. — 31. Ильин М. М. Реликтовые элементы широколиственных лесов в флоре Сибири и их возможное происхождение. Проблема реликтов во флоре СССР, вып. 1, 1938, Изд. Акад. Наук. — 32. Говорухин В. Ботанико-географические исследования 1925 г. в бассейне р. Ылыча (Сев. Урал). 1926. — 33. Сукачев В. Н. К истории развития лиственниц. Сб. «Лесное дело». 1924. — 34. Сукачев В. Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. 1938. — 35. Крашенинников И. М. Физико-географические районы Южного Урала. Изд. СОПС Акад. Наук, серия Уральская, № [illegible], 1939. — 36. [illegible] О следах оледенения в северо-западной части Нязе-Петровского района западного склона Среднего Урала. Тр. Комиссии по изуч. четвертичного периода, II, 1932. — 37. Ильинский А. П. Методы и задачи изучения географического распространения [illegible] в СССР. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1929. — 38. Podpera I. Geobotanical analysis of the plant-areas in the steppes adjacent to the Ural mountains. [illegible] de la Faculté des Sciences de l'Université Masaryk, 27, 1923. — 39. Kozo-Poljanski B. M. Glaciale Pflanzenrelikte auf dem Orel-Kurskischen Plateau. Vegetationsbilder, XIX, № 1—2, 1928; № 7—8, 1929. — 40. Kozo-Poljanski B. M. Androsace villosa L., als Mitglied der Mittelrussischen Flora und einige Fragen ihrer Geschichte. Botanische Jahrbücher, LXIV, H. 1. — 41. Козо-Полянский В. М. В стране живых ископаемых. 1931. — 42. Gaewski W. Avenetum desertorum. A monographical study. Bulletin de l'Académie [illegible] et des lettres. Série B, 1934. — 43. Hegi. Illustrierte Flora von Mittel-Europa. — 44. Литвинов Д. И. Геоботанические заметки по флоре Европейской России. Bull. Soc. Natur. Moscou 1890, № 3. — 45. Литвинов Д. И. О реликтовом характере каменистых склонов в Европейской России. Тр. Бот. музея Акад. Наук, 1, 1902. — 46. Спрыгин И. И. О некоторых лесных реликтах Приволжской возвышенности. [illegible] 1936. — 47. Спрыгин И. И. Реликты во флоре [illegible] вып. 1, Изд. Бот. инст. Акад. Наук СССР, 1938. — 48. Kleopow J. D. Ueber das Alter der Relikte der Ukraine. Die Quartärperiode, 4, 1932. — 49. Клеопов Ю. Д. Реликты во флоре широколиственных лесов Европейской части СССР. П[illegible] СССР, вып. II, Изд. Бот. инст. Акад. Наук СССР, 1938.

ЭВОЛЮЦИЯ ФОТОСИНТЕЗА

Д. И. Сапожников

(Ботанический институт Академии Наук СССР)

[illegible] превращение в химическую энергию, и эта энергия питает животный мир и [illegible] ему для дыхания кислород. В процессе фотосинтеза шесть молекул угольной [illegible]лоты превращаются в молекулу сахара и шесть молекул кислорода. Этот [illegible]ный процесс, зависящий от многих внешних и внутренних факторов, не [illegible] появиться в готовом виде, а, без сомнения, должен был развиваться вместе с [illegible]люцией всего растительного мира.

Проблему эволюции фотосинтеза впервые ясно и четко сформулиров[illegible] [illegible] (Разрядка моя. — *Д. С.*)

[illegible] цесса на практике.

[illegible]

эмбриологии и других отраслей биологии. Данные этих наук дают косвенное доказательство эволюции того или иного признака. Если же обнаруживаются палеонтологические доказательства эволюции данного признака, то мы получаем при этом прямое доказательство того, что этот признак действительно эволюционировал. Но если для морфологических признаков данные палеонтологии могут служить прямым доказательством, то в отношении такого процесса, как фотосинтез, бессильна и палеонтология. Мы должны искать прямых доказательств эволюции фотосинтеза другим путем. По-видимому, для нас таким прямое доказательство эволюции фотосинтеза может быть предоставлено данными геологической химии.

Согласно данным современной геохимии можно считать установленным, что азойская атмосфера была лишена свободного кислорода. В рамках данной статьи нет возможности подробно входить в доказательства этого положения. Довольно подробно этот вопрос разобран в книге Опарина «Происхождение жизни». Здесь мы приведем лишь некоторые доказательства того, что до фотосинтеза не было свободного молекулярного кислорода.

1. Падающие на землю метеориты обладают тем же химическим составом, что и наша планета. В минералах, из которых состоят эти метеориты, находятся значительные количества свободных газов. Анализ этих газов показывает, что они состоят из смеси метана, азота, угольной кислоты, водорода, но не содержат ни следа свободного кислорода.

2. В глубинах океана отсутствует свободный кислород. Атмосферный кислород проникает в гидросферу на сравнительно небольшую глубину.

3. Вулканические извержения не содержат свободного кислорода. Напротив, кислород атмосферы участвует в поднятии температуры расплавленной лавы, которая имеет более высокую температуру на поверхности земной коры, чем в глубине.

4. В высоких слоях атмосферы свободного кислорода нет. Напротив, водорода там имеется много.

Из вышесказанного следует, что источники свободного кислорода находятся в поверхностных слоях земной коры. Единственным процессом на земле, при котором в настоящее время образуется кислород, является фотосинтез.

5. В то же время, если сравнить количество органического вещества с количеством свободного кислорода, то мы увидим, что количество органического вещества в сотни раз превосходит количество свободного кислорода. Таким образом, если произвести обратное присоединение современного кислорода к органическому веществу, чтобы получить угольную кислоту, из которой оно происходит, то мы увидим, что кислорода не хватит на все органическое вещество. Это означает, что жизнь зародилась в отсутствии кислорода и что к моменту появления кислорода на земле анаэробная жизнь достигла уже значительных масштабов.

Среди современных растений, способных к синтезу органических веществ, мы можем различать фотосинтетиков и фоторедукторов. Фотосинтетиками мы называем растения, способные, на ряду с фоторедукцией угольной кислоты, осуществлять и отщепление кислорода. Фоторедукторы — это растения, осуществляющие только фоторедукцию углекислоты, не сопровождая ее выделением кислорода. Кроме того, мы встречаемся еще с промежуточными от фоторедукции к фотосинтезу организмами. К фоторедукторам относятся серные пурпурные бактерии, серно-зеленые бактерии и тиофильные циановые водоросли. К фотосинтетикам относятся все пластидные растения. Промежуточными являются синезеленые водоросли. Синезеленые водоросли можно считать промежуточными как с точки зрения обмена, так и с морфологической точки зрения. С одной стороны, синезеленые водоросли, как и пигментированные бактерии, не имеют дифференцированного хроматофора, но способны выделять кислород, как пластидные растения. С другой стороны, в отличие от высших пластидных растений, синезеленые водоросли способны осуществлять фоторедукцию угольной кислоты (Сапожников, 1935) за счет сероводорода, как и пурпурные бактерии, но

в отличие от них, содержат пигменты не диффузно, во всей плазме, а в особо окрашенном слое, отличном от всей протоплазмы.

Факт отсутствия кислорода до появления фотосинтеза, в сочетании с фактом наличия фоторедукторов среди низших растений, говорит о том, что фотосинтез — явление более позднее и, значит, процесс фотосинтеза в современном его виде есть результат длительной эволюции.

Как же можно представить себе путь эволюции фотосинтеза? Какие этапы можно наметить в этом развитии? Сравнительное изучение современных организмов дает много для понимания этого развития. Исходя из того, что ранее было сказано об отсутствии кислорода на земной поверхности, мы можем наметить три основных вехи в развитии процесса фотосинтеза. Считая, что первичной формой питания является гетеротрофная, а не автотрофная, мы можем допустить, что вначале у первичных гетеротрофов должна была появиться способность, на ряду со всевозможными бродильными реакциями, осуществлять редукцию угольной кислоты. Этому в сильной мере благоприятствовало то, что в результате анаэробиоза в биосфере преобладали восстановительные процессы, а процессы окисления совершались интрамолекулярным путем за счет реакций типа Каницарро. Таким образом появилась хеморедукция. Мы называем этот процесс этим словом по аналогии с фоторедукцией, тоже протекающей в анаэробных условиях, и в отличие от хемосинтеза, имеющего уже вторичное происхождение. Среди современных нам гетеротрофных организмов известны такие, у которых окисления за счет связанного кислорода в анаэробных условиях являются единственным источником энергии. Такой процесс осуществляется, напр., анаэробным микробом *Microspira desulfuricans*. Этот микроб в анаэробных условиях производит окисление органических веществ за счет кислорода сульфатов (гипс) согласно следующей схеме:

$$CaSO_4 + \text{орг. вещ.} = CaS + H_2CO_3.$$

Что эта реакция является чисто энергетической, видно хотя бы из данных Таусона (1933), который показал, что *Microspira desulfuricans* может жить и размножаться на парафине и других углеводородах в качестве единственного источника углерода. Следовательно, *Microspira* представляет собой именно такого рода гетеротрофный организм, каким можно себе представить его по физиологической функции предков автотрофного питания.

Другим организмом, который может служить примером дальнейшей эволюции, является открытый А. Д. Пельшем (1936) в водах Каро-Богаз-Гола водород серный микроб, который характеризуется гетеротрофностью при анаэробных условиях. За счет гидрогенизации серы до сероводорода, реакции, имеющей энергетический эффект в 6490 малых калорий, этот микроб осуществляет хеморедукцию угольной кислоты в анаэробных условиях. Здесь мы имеем по сравнению с *Microspira* следующий шаг к автотрофному питанию, так как в этом случае гидрогенизация происходит за счет молекулярного водорода и, таким образом, и питание и энергетическая реакция у него осуществляются за счет чисто-минеральных веществ.

Первый этап лежит, таким образом, в переходе от гетеротрофного питания к автотрофному в анаэробных условиях. Сначала организмы еще использовали органические вещества абиогенного происхождения, и мы можем их отнести к группе, которую характеризуют хеморедукция плюс сапрофитизм. В качестве примера будет служить *Microspira*. Затем организмы перешли к использованию чисто-минеральных веществ, и такие мы можем отнести к группе хеморедукторов. Примером может служить указанная водородосерная бактерия Пельша. Последний организм обладает обменом, который мы должны признать похожим на обмен первых автотрофных организмов — хеморедукторов.

Хеморедукция — это процесс биогенного новообразования органического вещества из минеральных веществ. С момента возникновения хеморедукции на земле стали накапливаться живая материя и органическое вещество уже не только в результате абиогенных процессов, но и за счет процессов жизни. Если

до появления хеморедукции биологические процессы вели только к уменьшению органического вещества, то с появлением хеморедукции в биосфере начинает происходить накопление органического вещества. По Комарову в ходе эволюции возникают процессы, уменьшающие энтропию для земли как замкнутой системы. Так как переход от гетеротрофного питания к автотрофному питанию представляет собой процесс, уменьшающий энтропию земли, то этот переход имеет глубокий эволюционный смысл. Мы имеем здесь безусловный шаг вперед в эволюции. Однако, рассматривая землю как замкнутую систему, нельзя не видеть, что следующим шагом в эволюции был бы переход от автотрофной хеморедукции к автотрофной фоторедукции. Хеморедукция уменьшает энтропию земли, вовлекая в энергию биосферы неорганические вещества; фоторедукция же, вовлекая в энергию биосферы теплоту солнца, обогащает землю дополнительным источником энергии.

Итак, следующей вехой в эволюции можно наметить фоторедукцию. Фоторедукция состоит в световом восстановлении угольной кислоты в анаэробных условиях и притом без отщепления кислорода. Среди современных нам организмов известны такие формы, которые осуществляют фоторедукцию угольной кислоты именно в анаэробных условиях. Такими формами являются, напр., сернопурпурные или сернозеленые бактерии. За последние годы обмен сернопурпурных бактерий подвергался неоднократным исследованиям. В настоящее время с достоверностью выяснено, что сернопурпурные бактерии восстанавливают угольную кислоту за счет сероводорода, при помощи световой энергии. Этот процесс выражается следующим схематическим уравнением:

$$H_2S + 2\,CO_2 = H_2SO_4 + 2C.$$

Как видно из приведенной схемы, при помощи одной молекулы сероводорода сернопурпурные бактерии восстанавливают при поглощении света две молекулы угольной кислоты. По своему обмену очень близко к сернопурпурным стоят сернозеленые бактерии. Как и сернопурпурные, они производят фоторедукцию угольной кислоты за счет сероводорода. Разница в обмене у них состоит в том, что сернозеленые бактерии не могут окислять сероводород до серной кислоты, а окисляют его только до серы. Их обмен выражается следующей схемой:

$$2H_2S + CO_2 = CH_2O + H_2O + 2S.$$

Таким образом при переходе от хеморедукции к фоторедукции мы встречаемся с использованием световой энергии. Это в свою очередь связано с очень важным обстоятельством, а именно, с появлением пигментной системы. Молекула угольной кислоты по своим размерам не может быть разложена лучами видимой части спектра. Согласно законам фотохимии активными могут быть лишь поглощенные лучи. А так как молекула углекислоты не поглощает лучей видимой части спектра, то ее фоторедукция может происходить только в том случае, если она сама будет входить в состав молекулы больших размеров, поглощающей свет, т. е. в состав пигментной системы. Не стоя на телеологической точке зрения, мы не можем предполагать возникновения пигментной системы сразу в готовом ее современном виде. Вначале пигменты появились как случайные продукты обмена (Любименко, 1925). Мы знаем ряд пигментов, которые образуются в обмене некоторых бактерий и выделяются, как ненужные, в окружающую среду. Но раз появившись, пусть вначале случайно, они могли стать необходимыми. В самом деле, имеются многие организмы (актиномицеты и др.), пигменты которых не выделяются наружу, а связаны с липоидно-белковым комплексом (Любименко). Точно сказать, какова роль пигментов у такого рода организмов, мы не можем, но вполне возможно, что эти пигменты помогают при помощи фотооксидации обмену веществ. И приходится предположить, что пигменты раньше, чем выполнять функцию фоторедукции, несли функцию фотооксидации. В пользу этого говорят многочисленные работы индийского физиолога Дхара. Современные фоторедукторы обладают пигментной системой, состоя-

щей из желтых каротиноидов и зеленых хлорофиллинов. Желтые пигменты выполняют роль окислительно-восстановительной системы (Сапожников, 1937), а зеленые пигменты служат в качестве сенсибилизаторов молекулы углекислоты.

Таким образом, переход от хеморедукции к фоторедукции можно себе представить следующим образом.

Организмы, способные к хеморедукции, в результате побочного обмена веществ стали вырабатывать пигменты (Любименко, 1925). Эти пигменты были вначале использованы для фотооксидации, и тем самым организм стал использовать лучистую энергию. И только впоследствии произошла замена химической энергии на световую в процессе редукции угольной кислоты.

Подобно тому как переход от гетеротрофного питания к хеморедукции явился прогрессивным шагом в эволюции, так и переход от хеморедукции к фоторедукции представляет собой дальнейшее развитие и усложнение жизни на земле. Живая, как замкнутая система, в сильной мере уменьшила свою энтропию, овладев таким мощным источником энергии, как лучистая энергия солнца. Накопление органического вещества было двинуто вперед гигантскими шагами. На земле, по сравнению с бродильными процессами, огромный удельный вес приобрели процессы синтеза, фоторедуцирования. В этот именно период развития жизни на земле и происходило максимальное накопление живой и мертвой органической массы. Это был, по существу, период накопления органической массы, период создания современной среды жизни (Вернадский). Постепенно в воздухе уменьшалась концентрация угольной кислоты. Если ранее преобладали процессы бродильные, т. е. именно те из них, которые приводили к накоплению угольной кислоты в воздухе, то в период господства фоторедукции на земле происходило значительное понижение концентрации угольной кислоты в воздухе, значит, тем самым подготовлялась и современная среда жизни. Но современная нам жизнь, ее аэробный обмен, ее дыхательные реакции еще не могли протекать на земле. На земле не было свободного кислорода.

Мы знаем, что коэффициент полезного действия бродильной реакции намного ниже, чем коэффициент полезного действия аэробного дыхания. Поэтому, без сомнения, дальнейшим шагом в эволюции был бы переход от бродильных процессов к дыханию. Но без кислорода такой переход был невозможен. Таким образом становится понятным, что дальнейшее развитие и превращение фоторедукции угольной кислоты в фотосинтез, т. е. осложненный процесс, в результате которого происходит выделение кислорода, явился дальнейшим шагом по пути эволюции. Переход от фоторедукции к фотосинтезу — во всех отношениях сложный процесс. Осложнение идет здесь как по линии морфологической (появление хроматофора), так и по линии физиологической (выделение кислорода). Поэтому переход к фотосинтезу можно рассматривать с двух точек зрения: 1) с точки зрения происхождения пластиды или хроматофора и 2) с точки зрения механизма выделения кислорода. В настоящей статье мы остановимся на рассмотрении этого перехода только со второй точки зрения.

Механизм выделения кислорода

По поводу механизма фотосинтеза высказано очень много разного рода теорий. В рамках настоящей статьи мы ограничимся разбором наиболее важных. При этом постараемся рассмотреть их в историческом порядке.

В 1840 г. Либих предложил рассматривать процесс превращения углекислоты в углерод в виде постепенного восстановления угольной кислоты, через ряд органических кислот. Но против этого предположения имеется такое количество серьезных возражений, что оно имеет в настоящее время лишь исторический интерес. Гораздо счастливее оказалось другое предположение, выдвинутое Байером (1870), согласно которому первым промежуточным продуктом при редукции углекислоты является формальдегид. Основываясь на опытах, произведенных Бутлеровым (1861) по превращению формальдегида в сахароподобные вещества под действием известкового молока, Байер высказал мысль,

что угольная кислота при фотосинтезе превращается в формальдегид, который в дальнейшем конденсируется с образованием сахаров. По гипотезе Байера, суммарное уравнение фотосинтеза значительно упрощалось; оставалось объяснить происхождение формальдегида из угольной кислоты. Самому Байеру этот процесс представлялся в таком виде. Под действием света угольный ангидрид диссоциирует на окись углерода и кислород, окись углерода с водой дает формальдегид и кислород, в результате чего из молекулы угольного ангидрида и воды получается молекула муравьиного альдегида и молекула кислорода:

$$\begin{array}{r} CO_2 + CO + O \\ CO + H_2O = CHOH + O \\ \hline CO_2 + H_2O = CHOH + O_2 \end{array}$$

Хотя гипотеза Байера не была подтверждена прямыми экспериментами но за 40 лет ее существования не было приведено и прямо противоречащих ей данных. Поэтому все ученые согласны с тем, что первым промежуточным продуктом фотосинтеза является формальдегид, и расходятся лишь в том, каким образом возникает формальдегид из угольной кислоты. По этому вопросу высказаны различные гипотезы; некоторые из них мы здесь приведем. Следует тут же заметить, что большинство гипотез не основано на физиологическом эксперименте и часто противоречит данным опытов над живыми растениями.

В 1893 г. А. Н. Бах предположил, что, аналогично превращению сернистой кислоты при стоянии на свету в серную кислоту и серу, угольная кислота под действием света превращается в надугольную кислоту и формальдегид (гидрат углерода). Схематично этот процесс выражается следующим уравнением:

$$3H_2CO_3 = 2H_2CO_4 + CHOH.$$

Далее, две молекулы надугольной кислоты дают снова две молекулы угольной кислоты и молекулу кислорода:

$$2H_2CO_4 = 2CO_2 + 2H_2O + O_2.$$

Суммируя обе фазы, мы получаем следующее уравнение:

$$3H_2CO_3 = 2H_2O + 2CO_2 + CHOH + O_2.$$

Эта гипотеза очень интересна тем, что на одну выделенную молекулу кислорода приходится предварительно затратить три молекулы угольной кислоты с последующим выделением двух молекул. В этом отношении теория Баха является единственной.

Лёб (1906) предложил иную схему. Автор показал, что под влиянием тихого разряда угольный ангидрид и пар разлагаются на окись углерода, водород и кислород. Окись углерода с водородом дает формальдегид. Автор считает, что и в растении процесс протекает по этой же схеме:

$$\begin{array}{r} 2CO_2 = 2\,CO + O_2 \\ CO + H_2O = CO_2 + H_2 \\ CO + H_2 = CHOH \\ \hline CO_2 + H_2O = CHOH + O_2 \end{array}$$

Нэф в 1907 г. высказал теорию, по которой угольная кислота диссоциирует на окись углерода и перекись водорода. Далее перекись водорода реагирует с окисью углерода и образует формальдегид и кислород:

$$CO(OH)_2 \rightarrow CO + HOOH \rightarrow CHOH + O_2.$$

При объяснении механизма фотосинтеза все ученые приписывали большое значение участию пигментов, содержащихся в пластидах. По мнению Стайлза (1925), нельзя считать удовлетворительной ни одну гипотезу, которая не объясняет роли пигментов. Всего в пластиде содержится четыре пигмента: хлорофиллы А и В, каротин и ксантофилл.

Тимирязев (1869) предположил, что хлорофилл играет роль сенсибилиза-[illegible] пластинки чувствительными к красным лучам спектра. Так как угольная кислота не поглощает света в видимой части спектра, то ее фотохимическая редукция в красным лучах становится возможной только благодаря хлорофиллу.

Цвет (1911) приписывает основное значение в процессе фотосинтеза флуоресценции хлорофилла. По его гипотезе один из хлорофиллов при поглощении света превращается в другой хлорофилл. При регенерации первой молекулы выделяется свет флуоресценции. Этот-то свет и используется при фотосинтезе.

[illegible] рует с хлорофиллом А, отдавая ему один кислород и отнимая от него два водорода, т. е. хлорофилл А превращается в хлорофилл В, а угольный ангидрид [illegible] отдает ей один атом кислорода и отнимает два атома водорода, т. е. превращается в хлорофилл А и кислород.

[illegible]

$$\begin{matrix} N \\ N \end{matrix} > Mg + H_2CO_3 \rightarrow Mg - O - C \begin{matrix} /O \\ \backslash OH \end{matrix} \longrightarrow Mg - O - CH \begin{matrix} /O \\ \backslash O \end{matrix} \rightarrow Mg + CHOH + O_2.$$

Бейли (1922) высказал гипотезу, по которой в фотосинтезе принимают [illegible] превращается в хлорофилл В и формальдегид.

1. [illegible] H_2CO_3 = [illegible] В + CHOH. [illegible] рофилл В с каротином дают ксантофилл и хлорофилл А.

2. [illegible] тофилл под действием света разлагается на каротин и кислород.

3. [illegible] от нее отказались, так как, по их мнению, она не соответствует данным их последующих опытов.

[illegible]

[illegible] ниями, не обоснованными экспериментально и даже противоречащими данным [illegible]

[illegible] ратуры на скорость фотосинтеза и измеряя последнюю по количеству погло-[illegible] пературного коэффициента реакции и обозначается символом Q_{10}.:

$$Q_{10} = \frac{K_{t+10}}{K_t}.$$

По правилу Вант-Гоффа для химических реакций $Q = 2$—3. Реакции же фотохимические имеют низкий температурный коэффициент, приближающийся или равный единице. Низкий температурный коэффициент фотохимических реакций свидетельствует о независимости этих реакций от температуры. Факт же значительной зависимости фотосинтеза от температуры говорит за то, что в процессе фотосинтеза, наряду с часто фотохимическими реакциями, имеются также и реакции химического порядка. И в самом деле, когда фотосинтез происходит при низких интенсивностях света, т. е. в условиях, когда скорость фотосинтеза ограничена фотохимической реакцией, температурный коэффициент становится равным единице. Это обстоятельство позволило Блэкману отчетливо сформулировать свою мысль о наличии двух типов реакций в фотосинтезе. По его мнению, свет вызывает реакцию, которая продолжается затем уже независимо от него.

Данные школы Блэкмана были позднее подтверждены работами Варбурга (1919, 1920а, 1920b, 1923, 1925, 1926) и совместной работой Варбурга и Негелейн (1922, 1923) измерявших скорость фотосинтеза по выделенному кислороду манометрическим методом. Для изучения световой и темновой реакций Варбург и Негелейн применили прерывистое освещение. Между источником света и объектом помещался вращающийся диск с вырезами. Варьируя количество вырезов и скорость вращения диска, они получали любые периоды освещения и темноты. Опыты ставились с таким расчетом, чтобы время освещения в опыте и контроле было равно. В условиях прерывистого освещения количество выделенного кислорода за экраном больше, чем на непрерывном свету. Так, напр., при равных промежутках света и темноты с периодом в 0.0038 сек. количество выделенного кислорода на непрерывном свету было вдвое меньше, чем на непрерывном, т. е. для выделения одинаковых количеств кислорода достаточно вдвое меньшего количества света на прерывистом освещении. Эти опыты дают прямое доказательство тому, что в фотосинтезе, наряду со световой реакцией, имеется и темновая, т. е. от света не зависящая. Природа этой реакции Блэкману была неизвестна. Вильштеттер и Штоль высказали гипотезу, что при фотосинтезе возникает перекись формальдегида и что реакция Блэкмана состоит именно в отщеплении кислорода. Варбург и Уесуги (1924) экспериментально изучили характер темновой реакции, названной ими реакцией Блэкмана, и согласились с мнением Вильштеттера и Штоля. Под реакцией Блэкмана они подразумевают тот химический процесс, который ограничивает скорость фотосинтеза, когда свет находится в избытке. Реакция Блэкмана чувствительна к температуре и к синильной кислоте. Повышение температуры ускоряет реакцию Блэкмана, а синильная кислота действует на нее замедляюще. Чтобы определить природу этой реакции, они сравнивали ее с реакцией разложения перекиси водорода одноклеточной водорослью (Chlorella). При прибавлении к суспензии водоросли перекиси водорода она энергично разлагает ее на воду и кислород. Варбург и Уесуги исследовали влияние на этот процесс синильной кислоты и наркотиков и сопоставили его с их действием на реакцию Блэкмана и дыхание. Оказалось, что действие синильной кислоты на реакцию Блэкмана почти то же, что и на реакцию разложения перекиси водорода. Чувствительность к наркотикам блэкмановской реакции превосходит чувствительность дыхания и близка к чувствительности реакции разложения перекиси водорода. На основании этих опытов Варбург и Уесуги пришли к заключению, что реакция Блэкмана заключается в выделении кислорода.

Наряду с исследованием химической природы реакции Блэкмана, О. Варбург заинтересовался и энергетической стороной проблемы. Уравнение, суммарно выражающее процесс фотосинтеза, сильно эндотермично:

$$6CO_2 + 6HOH = C_6H_{12}O_6 + 6O_2 - 674 \text{ Кал.}$$

В пересчете на одну грамм-молекулу кислорода имеем теплоту реакции $(\Delta H) = 112$ Кал. Согласно современной фотохимии свет излучается квантами. Квант символически обозначается $h\nu$, где h — постоянная Планка, равная $6.55 \cdot 10^{-27}$ эрг·сек, а ν — частота излучения, величина, обратная длине волны.

Так как частота излучения есть величина, обратная длине волны, то чем больше длина волны, тем меньше энергия кванта. Ниже приводится таблица, в которой показана зависимость энергии Nhν, где N — число Авогадро, равное $6.06 \cdot 10^{23}$ от длины волны.

Å	2000	3000	4000	5000	6000	7000	8000	9000
Кал.	142	95	70	56	47	40	36	31

Для того чтобы сообщить грамм-молекуле вещества 112 Кал. посредством лучистой энергии так, чтобы на каждую молекулу приходилось не более одного кванта, необходимо пользоваться источником света с длиной волны в 2500 Å. Между тем, как известно, фотосинтез происходит наиболее активно в красных лучах, длина волны которых лежит между 6000 и 7000 Å. Как видно из таблицы, моль-квантам излучения с длиной волны между 6000 и 7000 Å соответствует около 43 Кал., следовательно, для сообщения системе 112 Кал. с помощью этих лучей необходимо, по крайней мере, три кванта на каждую молекулу кислорода. Однако непосредственные опыты Варбурга и Негелейна показали, что для выделения одной молекулы кислорода в красных лучах требуется 4 кванта. Эта работа имела решающее влияние на дальнейшее развитие взглядов на механизм фотосинтеза. Если авторы до этой работы не считались с энергетической стороной вопроса, то теперь пришлось считаться с новым чрезвычайно важным обстоятельством, которое потребовало пересмотра воззрений на механизм фотосинтеза и повело всех ученых по другому пути.

Первыми на новый путь стали шведский физиолог Тунберг и физико-химик Вейгерт (192[illegible]). Хотя в гипотезе Тунберга еще не упоминается о квантах, он первый выдвинул идею фотолиза воды, которая была положена в основу всех последующих гипотез. Его гипотеза была сразу подхвачена Вейгертом, который уже вводит квантовый расчет в схему фотосинтеза.

Тунберг по аналогии с дыхательным процессом приписывает участие в фотосинтезе активному водороду. Исходя из современных представлений, по которым при дыхании кислород окисляет водород в воду, Тунберг полагает, что источником кислорода в фотосинтезе является вода. Тунберг считает, что действие света направлено не на углекислоту, а на воду; углекислота же восстанавливается водородом, возникающим при фотолизе воды. Фотохимическая реакция, согласно Тунбергу, заключается в разложении двух молекул воды на водород и перекись водорода. Далее происходит чисто химический процесс гидрирования угольного ангидрида четырьмя атомами водорода, в том числе и водородами перекиси водорода до гидрата формальдегида. Последний, отщепляя воду, образует формальдегид. Схематически эти реакции протекают так:

$$2H_2O + \text{солнечная энергия} = H_2 + H_2O_2;$$
$$CO_2 + H_2 + HOOH = H_4CO_3 + O_2;$$
$$H_4CO_2 = HCOH + HOH.$$

Предположение Тунберга о том, что действие света направлено не на углекислоту, а на воду, было поддержано Вейгертом. Последний считал, что столкновение четырех квантов с молекулой углекислоты невероятно с точки зрения теории вероятностей. Поэтому он предложил другую схему фотохимического процесса, протекающего в зеленом листе. С этой точки зрения действие света направлено на хлорофилл, который служит оптическим сенсибилизатором. Под влиянием светового кванта хлорофилл теряет один электрон. Электрон переносится на другое вещество и вызывает в конечном счете разложение воды на H и OH. Затем гидроксил-ион реагирует с положительно заряженным хлорофиллом, передавая ему электрон. Схематически Вейгерт рисует себе разложение воды следующим образом:

Хлорофилл	+ квант	= хлорофилл$^{+}$	+ электрон;
Электрон	+ HOH	= H	+ OH^{-};
OH^{-}	+ хлорофилл$^{+}$	= HO	+ хлорофилл.
Квант	+ HOH	= H	+ OH.

Свою схему он, однако, осложняет тем, что вводит в нее объяснение влияния следов кислорода на начало фотосинтеза. Вейгерт предполагает, что кислород является именно тем веществом, которое служит для переноса электрона от хлорофилла к воде. В окончательном виде фотолиз воды Вейгерту рисуется так:

$$2\ \text{хлорофилла} + 2\ \text{кванта} + 2O_2 = 2\ \text{хлорофилла}^{+} + 2O_2^{-};$$
$$2O_2^{-} + 2HOH = 2H + 2OH^{-} + 2O_2;$$
$$2H + 2OH^{-} + 2\ \text{хлорофилла}^{+} = 2\ \text{хлорофилла} + H_2 + HOOH.$$

Дальнейший процесс Вейгерт представляет себе по [illegible], т. е.

$$CO_2 + H_2 + HOOH = HCOH + HOH + O_2.$$

На основе термохимических расчетов Вейгерт приходит к выводу, что два кванта, принимающие участие в его схеме фотосинтеза, не могут, однако, сообщить необходимой для этого процесса энергии. Так, реакция: $2HOH = HH + HOOH$ имеет $\Delta H = -92$ Кал. и реакция: $CO_2 + HH + HOOH = HCOH + HOH + O_2$ имеет $\Delta H = -18$ Кал., и весь процесс потребляет около 110 Кал. (Приводимые величины взяты у Вейгерта.) Энергия же двух квантов излучения с длиной волны между 6000 и 7000 Å равняется 81—95 Кал. (см. табл. на стр. 108). Дефицит энергии равняется соответственно 29—15 Кал. на грамм-молекулу кислорода. Этот дефицит должен покрываться за счет уменьшения внутренней энергии системы. Вейгерт допускает, что, в соответствии с работой Спер и Мак-Ги (1923), дефицит энергии возмещается за счет сжигания запасных углеводов.

Штоль и Видеманн (1933), изучая строение хлорофиллов, обнаружили, что оба пигмента легко дегидрируются по девятому углеродному атому, причем хлорофилл А образует кетон, а хлорофилл Б образует альдегид. Эта реакция обратима, т. е. возможно и обратное гидрирование хлорофилла. Это свойство хлорофилла позволило Штолю (1932) высказать мысль, что углекислота ступенчато гидрируется до формальдегида водородом хлорофилла. Необходимый для восстановления хлорофилла водород получается при фотолизе воды. При фотолизе воды образуются атомарный водород и гидроксил. Водород гидрирует хлорофилл, а гидроксилы дают перекись водорода, которая разлагается каталазой с выделением кислорода. В результате процесс идет по следующей схеме:

1. Связывание углекислоты хлорофиллом.

2. Перекисная группировка углекислоты, благодаря чему она становится способной воспринимать водород. 1-я фотохимическая реакция.

3. Дегидрирование хлорофилла при одновременной ступенчатой редукции углекислоты.

4. Фотолиз воды с одновременным гидрированием хлорофилла и образованием перекиси водорода. 2-я фотохимическая реакция.

5. Устранение перекиси водорода под действием каталазы (зависящая от температуры темновая реакция отщепления кислорода).

В этой гипотезе следует отметить две особенности. Первая особенность заключается в том, что, в отличие от Вейгерта и в согласии с Варбургом, по этой схеме потребляются не два кванта, а по крайней мере четыре. В самом деле, для отщепления молекулы кислорода из перекиси водорода под действием каталазы необходимо разложение двух молекул перекиси водорода. Для получения же двух молекул перекиси водорода необходимо фотолизировать четыре молекулы воды. Всего, следовательно, по Штолю следует фотолизировать четыре молекулы воды для отщепления одной молекулы кислорода. Другая особенность этой

гипотезы заключается в необходимости двух фотохимических реакций. Сколько требуется квант на первую фотохимическую реакцию, у Штоля не сказано.

Вслед за Штолем аналогичную теорию высказали Ипатьев и Якунин (1933). По их представлению, соединение CO_2 с хлорофиллом связывает еще четыре молекулы воды. При поглощении четырех квантов вода разлагается с образованием четырех водородов и четырех гидроксилов. Четыре водорода восстанавливают углекислоту до формальдегида и воды, а гидроксилы образуют две молекулы перекиси водорода. Последняя разлагается каталазой с отщеплением молекулы кислорода.

Еще более сложную схему предложил Вильштеттер (1933). В своей гипотезе он в основном согласен со схемой Штоля, но осложняет ее включением роли кислорода для начала фотосинтеза. Он старается удовлетворить не только требования физики и химии, но и данные биологического эксперимента, который показал, что у высших зеленых растений для начала фотосинтеза требуется свободный кислород. Вильштеттер ставит в связь явление угасания флуоресценции зеленого листа в присутствии кислорода, которое наблюдал Каутский (1931), с фактом необходимости кислорода для начала фотосинтеза. Вильштеттер согласился со Штолем, что углекислота гидрируется водородами хлорофилла. Однако, по его мнению, водороды, связанные девятым углеродным атомом хлорофилла, вступают в соединение не оба сразу, а по одному. Он предполагает, что, на ряду с хлорофиллом и дегидрохлорофиллом, существует еще и монодегидрохлорофилл, являющийся продуктом отщепления от хлорофилла не двух водородов, а одного. Его схема фотосинтеза выглядит следующим образом. (Для удобства изложения обозначим просто хлорофилл — ХЛ-НН, монодегидрохлорофилл — ХЛ-Н и дегидрохлорофилл — ХЛ.)

1. ХЛ-НН реагирует с кислородом и образует радикал ООН и ХЛ-Н. Эта реакция требует затраты энергии.

2. ХЛ-Н отдает один атом водорода комплексу хлорофилл — углекислота — магний и сам переходит в дегидрохлорофилл (ХЛ).

3. ХЛ реагирует с водой и образует снова ХЛ-Н и гидроксил. ХЛ-Н отдает водород комплексу магний — углекислота. Каждые четыре атома водорода восстанавливают одну молекулу углекислоты.

4. Монодегидрохлорофилл с водой дает ОН и ХЛ. Радикалы ОН и ООН способны снова образовать ХЛ-Н и перекись водорода, которая под действием каталазы отщепляет кислород.

Список теорий по желанию можно было бы значительно удлинить, но, как видно из вышеприведенных, в основе всех этих гипотез лежит идея фотолиза воды. Квинт-эссенцией является мысль, что свет направляется не на углекислоту, а на воду. Мы не имеем возможности в рамках настоящей статьи подвергать подробной критике гипотезу фотолиза воды. По нашему мнению, ни одна из упомянутых теорий не рассматривает фотосинтез с эволюционной точки зрения.

Автор настоящей статьи в ряде работ (1936a, 1936b, 1937, 1938) о обмену сернопурпурных бактерий и фотосинтезу показал, что фоторедукция угольной кислоты у сернопурпурных бактерий имеет квантовый выход, равный единице, и что система каротин — ксантофилл участвует в фоторедукции угольной кислоты у зеленых растений. На основании ряда экспериментальных данных и теоретических соображений мы позволяем себе высказать гипотезу о механизме фотосинтеза, который объясняет возникновение кислорода как дальнейшее осложнение процесса фоторедукции.

Для того чтобы понять механизм выделения кислорода, нужно ясно представить себе, в результате каких реакций может образоваться кислород. Современная точка зрения на окислительно-восстановительные процессы рассматривает окисление как потерю электронов, а восстановление — как его приобретение. Всякое вещество может явиться окислителем по отношению к другому, если оно способно отнять у него электрон, и восстановителем в том случае, если сам сообщает ему электрон. Направление реакции будет зависеть, главным образом, от величины окислительного потенциала. Очень хорошо это можно видеть на

электрохимическом ряде напряжения металлов. Металл, имеющий более высокий окислительный потенциал, вытесняет другой металл из соединений его солей. Если принять за нолевой потенциал, с которым в дород теряет свой электрон, то потенциал, при котором гидроксильный ион теряет свой электрон, превращаясь в ОН радикал, равен одному вольту. Следовательно, если производить окисления за счет элементов воды, то можно сказать, что системы с потенциалом выше одного вольта будут отнимать от воды электрон, т. е. окислять гидроксильный ион. Системы с потенциалом ниже одного вольта способны сообщать электроны воде, т. е. восстанавливать водородный ион. Ко второго рода агентам относятся такие металлы, как литий, калий, кальций и др. Первого рода агенты — это фтор, бром, хлор, иод. Иод занимает особое место в семействе галоидов, так как он приобретает электрон при том же потенциале, при котором гидроксил его теряет. Воспользовавшись этой системой, мы получили из воды и иода, в отсутствие света и кислорода, перекись водорода. Таким образом вопрос о том механизме, при помощи которого образуется кислород, сводится к решению вопроса о перезарядке гидроксила. В живых организмах имеется всегда, хотя и в небольших количествах, иод. Основная масса иода земной коры находится в биосфере. Иод закономерно включен в круговорот органических веществ. Но, кроме иода, в современных организмах встречается и другая окислительно-восстановительная система с очень близким к одному вольту потенциалом. Такая система связана с редукцией нитратов. Система окись азота — двуокись азота обладает потенциалом, равным от 0.96 до 1.03 вольта.

Специальными опытами нами было установлено, что азотистая кислота обладает свойствами активной перекиси водорода даже в отсутствие свободного кислорода. При этом, когда проявляется окислительная реакция за счет азотистой кислоты, то выделяется окись азота. Азотистая кислота имеет дипольную молекулу, одна часть которой является окислителем (OH), а другая часть (NO) — восстановителем. Если связывать окислительную часть молекулы, то выделяется окись азота, а если связывать ее восстановительную часть (т. е. окись азота), то можно выделить в свободном виде ее окислительную часть. Специально поставленными опытами мы доказали, что окись азота восстанавливает в петролейно-эфирном растворе ксантофилл и каротин. Связывая эти данные с данными наших прежних работ, мы можем высказать следующую гипотезу по механизму фотосинтеза:

$$4\,h\nu + 4\,Car\begin{matrix}H\\H\end{matrix} + 4\,H_2CO_3 = 4\,H_2CO + 4\,Car\begin{matrix}OH\\OH\end{matrix}$$

$$4\,Car\begin{matrix}OH\\OH\end{matrix} + 8\,NO = 8\,NO_2 + 4\,Car\begin{matrix}H\\H\end{matrix}$$

$$8\,NO_2 = 4\,N_2O_4$$

$$4\,N_2O_4 = 2\,N_2O_3 + 2\,N_2O_5$$

$$3\,H_2CO + 2\,N_2O_3 = 3\,H_2CO_3 + 4\,NO$$

$$2\,N_2O_3 = 4\,NO + O_2$$

$$4\,h\nu + H_2CO_3 = H_2CO + O_2.$$

В световой реакции осуществляется только фоторедукция угольной кислоты за счет системы каротин—ксантофилл, а в темновых реакциях выделяется кислород. Эта гипотеза не противоречит данным Варбурга и нашим по квантовому выходу и, следовательно, отвечает основному требованию современной физиологии. С другой стороны, эта гипотеза не противоречит эволюционной

---

[1] $Car\begin{matrix}H\\H\end{matrix}$ обозначен каротин и $Car\begin{matrix}OH\\OH\end{matrix}$ — ксантофилл.

точке зрения на фотосинтез. Согласно этой гипотезе фотосинтез оказывается дальнейшим развитием, осложнением фоторедукции.

Итак, никто не может сомневаться в том, что фотосинтез эволюционировал, т. е. что современный фотосинтез высших пластидных растений произошел в результате усложнения, развития.

Заканчивая нашу статью, мы можем предложить следующую ориентировочную схему эволюции фотосинтеза.

1) гетеротрофы;
2) первичные хеморедукторы гетеротрофы (хеморедукция + сапрофитизм);
3) хеморедукторы, автотрофы;
4) фоторедукторы;
5) фотосинтетики.

Хемосинтетиков приходится рассматривать как имеющих вторичное происхождение, так как они могли возникнуть только после того, как появился на земле кислород.

ЛИТЕРАТУРА

Liebig J. Die organische Chem. u. s. w. 1840. — Bayer A. Chem. Ber., 3, 63—78 (1870). — Butlerow A. Ann. d. Chem. u. Pharm., 120, 295—298 (1861). — Bach A. Compt. rend. Acad. sci., 116, 1145—1148 (1893). — Löb W. Landw. Jahrb., 35, 541—578 (1906). — Timiriazeff C. Bot. Ztg., 27, 884—885 (1869). — Tswett M. Ztschr. f. Physik. Chemie, 105, 413—419 (1911). — Dixon a. Ball. Notes from Bot. School, Trinity College, 3, 169 (1922). — Willstätter R. u. Stoll A. Unters. über Assimilation d. Kohlensäure. 1918. — Baly E. C. C. Rep. Brit. Ass. Adv. Sci., 90th Meet. Hull. 1922. — Willstätter R. u. Stoll A. Unters. über Chlorophyll. 1913. — Kautsky H. B. Z., 274, 423—434 (1935). — Blackman F. F. Rep. Brit. Ass. Adv. Sci., 90 th Meet. Hall, 192; Phyl. Trans. Roy. Soc., London, B. 186, 503—562 (1895); ibid., 186, 485—502 (1895). — Warburg O. B. Z., 100, 230—270 (1919); B. Z., 103, 188—217 (1920); B. Z., 166, 386—406 (1925). — Warburg O. u. Negelein E. Ztschr. f. Physik Chem., 102, 235—265 (1922); B. Z., 110, 66—115 (1920). Z. f. Ph. Ch., 106, 191 (1923). — Warburg O. u. Uesugi T. B. Z., 140, 486—492 (1924). — Weigert F. Z. f. Ph. Ch., 106, 313 (1923). — Thunberg T. Ztschr. f. Ph. Ch., 106, 305 (1923). — Stoll A. u. Wiedeman E. Naturw., 20, 955 (1932). — Stoll A. Naturw. 20, 955—956 (1932). — Shibata u. Jakushiyi. Naturw., 21, 267, 268 (1937). — Kautskij H. u. de-Brujn. Naturw., 48, 964 (1931). — Willstätter R. Naturw., 21, 252 (1933). — Сапожников Д. Биохимия, т. I, вып. 1 (1936); Биохимия, т. I, вып. 2 (1936); Биохимия, т. 2, вып. 2 (1937); Биохимия, т. 2, вып. 5 (1937); Журн. общ. хим., вып. 24 (1937). — Сапожников Д. И. Доклад на химическом обществе в Ленинграде 15 IX 1935. — Нельш А. Сборник работ по гидрохимии Карабугазского залива. Изд. Акад. Наук, 1936. — Любименко В. Н. Биология растений. 1925. — Сапожников Д. И. Биохимия, т II, 1937, стр. 730—733. — Stiles. Photosynthesis. 1925. — Dhar N. R. J. Indian Chem Soc., 10, 541, 1933. — Комаров В. Л. Дневник Русского съезда ботаников. 1921.

НЕСОСТОЯТЕЛЬНОСТЬ «ЗАКОНА» ПОДВИЖНОГО РАВНОВЕСИЯ И ТЕОРИИ ЭКВИВАЛЕНТОГЕНЕЗА[1]

А. А. Еленкин

(Ботанический институт Академии Наук СССР)

Метод материалистической диалектики вскрыл всю несостоятельность механистических теорий, безусловно являющихся тормозом для движения вперед научной мысли. Однако, в виду того, что в капиталистических странах механистические воззрения продолжают пользоваться известным престижем, да и у нас, может быть, эти теории не вполне еще утратили своего обаяния в смысле видимой, но на самом деле совершенно иллюзорной простоты, не только не способствующей выяснению современных проблем биологии, но совершенно их затемняющих, я считаю необходимым подвергнуть концепции «закона» подвижного равновесия и эквивалентогенеза развернутой критике, в связи с выяснением сущности моих теоретических установок по этим вопросам в настоящее время. Для меня лично это тем более необходимо сделать, что в недавнее и даже в самое последнее время мое имя на публичных выступлениях некоторых биологов, особенно геоботаников, а также в печати, тесно связывалось исключительно с моими старыми механистическими воззрениями, несмотря на опубликованный уже четыре года тому назад мой решительный отказ от теоретических установок, проводившихся мною в работах с 1902 по 1931 г.

Приблизительно с 1931 г. мое отношение к прежним моим механистическим теориям, а именно к предложенному и подробно разработанному мною «закону» подвижного равновесия, в качестве точно формулированной всеобъемлющей биологической концепции (особенно в работе 1921 г.), и, как следствие этого «закона», к эскизно-набросанной мною теории «эквивалентогенеза» (1926 г.), коренным образом изменилось, что произошло в значительной степени под влиянием публичного обсуждения моих тогдашних воззрений приблизительно в период от 1929 до 1931 г., главным же образом под воздействием изучения трудов Маркса, Энгельса, Ленина и Сталина.

Впервые с критикой своих прежних воззрений я выступил в печати в своем критическом реферате работ немецкого альголога Гейтлера (Geitler, 1934) по лишайниковому симбиозу (в журн. «Советская ботаника», 1935, № 5, стр. 134—139), где я говорю следующее: «С внешней стороны эти колебания в преобладании то одного, то другого компонента (в лишайниковом симбиозе) как будто можно было бы объяснить исключительно только изменениями факторов внешней среды (влажности, температуры и пр.), благоприятных развитию то гриба, то водоросли. Это обстоятельство и послужило для меня поводом применить концепцию „подвижного равновесия“ как теоретическую схему для объяснения взаимоотношений между компонентами лишайникового симбиоза (Еленкин, 1906). Эта концепция, распространенная мною и на другие случаи симбиотических и фито-

[1] «Закон» подвижного равновесия А. А. Еленкина продолжительное время пользовался распространением среди некоторой части ботаников. В настоящей статье автор пересматривает свои прежние антидарвинистические позиции. Редакция, отмечая собственную работу, проделанную автором, считает необходимой дальнейшую критику несостоятельности «закона» подвижного равновесия и теории эквивалентогенеза. *Ред.*

цепных взаимоотношений и квалифицированная как „закон подвижного равновесия" (Еленкин, 1921), является, однако, чисто механистической концепцией со всеми недостатками, присущими такого рода идеям, так как основана на простом „суммировании" компонентов симбиоза как самостоятельных организмов, и вследствие этого совершенно не учитывает всей сложности их взаимодействий в комплексе новой жизненной единицы — „лишайника", представляющего единое целое, качественно отличное от каждого из компонентов в отдельности. Таким образом концепция подвижного равновесия в качестве „закона" отпадает как по отношению к явлениям симбиоза вообще, так и в частности по отношению к лишайниковому симбиозу».

Более подробно этот вопрос рассмотрен мною в общей части моего основного труда «Монографии синезеленых водорослей СССР» (изд. Акад. Наук СССР, 1936, стр. 214, 215), где я также полностью признал и подчеркнул механистичность и ошибочность своих прежних воззрений и вполне определенно заявил, что «я совершенно согласен с оценкой этой моей концепции (т. е. „закона" подвижного равновесия) как механистической со всеми присущими такого рода концепциям недостатками».

1. О несостоятельности «закона» подвижного равновесия

Начнем с критики «закона» подвижного равновесия. Однако предварительно считаю необходимым точно выяснить сущность понятия о подвижном равновесии в смысле философской концепции. В новой философии, насколько мне известно, это понятие впервые было четко сформулировано и положено в основу мировоззрения Спенсером (Spencer), который, исходя из основного положения своей синтетической философии о неустойчивости однородного, проводит идею о подвижном равновесии всего существующего. Эта идея, по его мнению, выражающаяся ритмом «эволюции» и «развоженья», привела его в конечном результате к следующему определению сущности жизни: «сама жизнь есть подвижное равновесие между внутренними и внешними действиями — постоянное приноравливание внутренних отношений к внешним».

Эти идеи Спенсера и были положены мною в основу «закона» подвижного равновесия в биологии, который был сформулирован мною «как конкретное выражение взаимодействия антагонистических сил в любом живом агрегате, уравновешивающих друг друга в каждый данный момент», причем было добавлено, что данная мною формулировка «в конечном счете сводится к закону функциональной зависимости между явлениями» (Еленкин, 1921, стр. 101). Последняя фраза, сводящая понятие о подвижном равновесии к функциональным отношениям между явлениями живой природы, именно в силу этого заключает в себе коренное противоречие, так как наличие функциональной зависимости есть только простая констатация факта какого-то взаимодействия между явлениями, и поэтому сам по себе этот общеизвестный факт не может квалифицироваться как закон. Правда, дальше в своей вышецитированной статье я несколько уточняю вышеприведенную расплывчатую формулировку «закона» подвижного равновесия в смысле более наглядного выражения функциональной зависимости с помощью математических символов (l. c., стр. 104). Однако и в таком виде понятие подвижного равновесия вовсе не является законом, так как и в этой, несколько расширенной формулировке, представляющей повторение старой, только выраженной другим способом, отсутствует конкретное содержание, необходимое для установления какого-либо естественно-научного закона на основе функциональной зависимости между явлениями. Что же касается приложенных мною математических символов, то они несут самый общий характер и, конечно, ни в какой степени не вскрывают конкретной специфики данных явлений. Переоценка значения подобного рода символики, несомненно присущая моим прежним работам, является лишь одним из показателей недостаточной механистичности моих старых позиций. Само по себе констатирование наличия функциональных отношений является не законом,

а лишь одним из постулатов метода диалектического материализма, согласно которому, что «ни одно явление в природе не может быть понято, если взято оно в изолированном виде, вне связи с окружающими явлениями» [История ВКП(б). Краткий курс. 1938, стр. 101]. Поэтому констатирование факта функциональных отношений не содержит в себе ничего однозначного по отношению к основным положениям материалистической диалектики. Но неправомерное возведение его в ранг «закона», несомненно, является вредным, создавая видимость изучения, вместо конкретного изучения данного явления в его своеобразии. К тому же сугубо механистическая трактовка этого факта в моем «Законе подвижного равновесия» еще увеличивает эту вредность, так как механизм в настоящее время безусловно является тормозом на пути дальнейшего развития науки. В самом деле, само по себе наличие функционального отношения, т. е. взаимодействия между теми или другими объектами исследования, не дает еще представления о сущности изучаемого явления. Однако такой факт, в случае если он установлен правильно, чрезвычайно важен в том смысле, что является стимулом для углубленного каузального исследования данного явления с позиций материалистической диалектики.

Нельзя забывать о том, как некоторые это делают, что само по себе понятие причинности непременно должно быть теснейшим образом связано с понятием взаимодействия. Этот вопрос очень ярко освещен Энгельсом на стр. 14—16 его «Диалектики природы», где он между прочим указывает на недоразумение в этом смысле с физиком Грове (Соотношение физических сил. Русский перевод. Харьков, 1864): «У Грове, — пишет Энгельс, — все недоразумения насчет причинности основываются на том, что он не привлекает к рассмотрению категорию взаимодействия. Сама эта категория фигурирует у него, но нет абстрактной мысли о ней, и отсюда путаница» (l. c., стр. 16; процитированные фразы заключены Энгельсом в скобки). Непосредственно дальше он заключает этот абзац следующим образом: «Только исходя из этого универсального взаимодействия, мы приходим к реальному каузальному отношению. Чтобы понять отдельные явления, мы должны вырвать их из всеобщей связи и рассматривать их изолированным образом, а *в таком случае* (курсив в оригинале. — *А. Е.*) изменяющиеся движения являются перед нами: одно — как причина, другое — как действие» (l. c.). Из этой цитаты ясно, что исходить нужно из идеи у н и в е р с а л ь н о г о в з а и м о д е й с т в и я. Идея же взаимодействия, ведь, и выражается в общей форме абстрактным понятием ф у н к ц и о н а л ь н о й з а в и с и м о с т и, где заключающаяся в этом понятии к а у з а л ь н о с т ь еще не вскрыта, но р е а л ь н о вскрывается при дальнейшем исследовании изучаемого явления. Но повторяю еще раз, что дальнейшие исследования должны вестись на основе положений диалектического материализма, в частности в биологии — на основе учения Дарвина как стихийного диалектика, так как иначе, на основе тех же функциональных отношений, под влиянием идеалистических установок, можно договориться (что и было ранее сделано мною) до всеобразностей в духе Маха и Авенариуса. Полная абсурдность их идей и всей школы их последователей гениально выявлена Лениным в его книге «Материализм и эмпириокритицизм». Но само по себе понятие функционального соотношения, конечно, нисколько не ответственно за то, что «философы» идеалистического толка сделали из него совершенно неподходящее употребление.

Однако с чисто механистической точки зрения, на которой я стоял в период с 1902 по 1931 г., мне казалось вполне возможным придать понятию о подвижном равновесии значение закона в качестве универсальной концепции, обнимающей и объясняющей в единой формуле все мировые процессы от наиболее общих до самых мелких проявлений жизни. Из современных естествоиспытателей к числу наиболее ярких представителей этого биомеханистического направления с универсальным уклоном относится французский биолог Л. Данте (Le-Dantec), который в своем биофилософском произведении «Science et Conscience» (1908), представляющем как бы résumé его биологических исследований, рассматривает вопросы физиологии и психологии, науки и морали, исходя из

своего закона «функционального усвоения». Этот закон, по его словам, «на языке равновесия приобретает бесспорную очевидность, становится определением самой жизни» (l. c., стр. 2). В виде эпиграфа к своему труду Ле-Дантек ставит следующее знаменательное изречение: «Понятия равновесия низвергает и замещает собою концепции прежних философий». Этот эпиграф как нельзя лучше выявляет всю ошибочность механистического мировоззрения Ле-Дантека, которое последовательно проводилось им и в ряде других его работ. Замечу, что Ле-Дантек нигде не употребляет термина «подвижное равновесие», всюду говоря лишь о «равновесии», но из формулировки его закона «функциональной ассимиляции» вполне ясно, что здесь идет речь именно о подвижном равновесии, с той лишь разницей, что Ле-Дантек формулировал свой «закон» исключительно по отношению к индивидуальному организму, я же исходил из формулировки взаимоотношений компонентов сожительства.

Из всего вышеизложенного следует, что как мой «закон подвижного равновесия», так и «закон функционального усвоения» Ле-Дантека представляют в сущности одну из попыток метафизического абсолютизирования законов природы, с чем в свое время боролся еще Энгельс (К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. XIV, стр. 449, 450), убедительно показавший, что, кроме всеобщих законов движения, характеризующихся «абсолютно всеобщим значением», нет вечных и безусловных законов. Поэтому всякий частный закон может считаться законом лишь при условии выявления конкретной сущности взаимоотношений между теми или иными явлениями природы.

Выясним теперь сущность моей коренной ошибки в попытке заменить учение Дарвина «законом» подвижного равновесия.

В своей статье 1921 г. я приводил в пользу такой замены следующую довольно подробную аргументацию, которую процитирую целиком, так как на этом примере я имею возможность наглядно выявить, с одной стороны, всю неприемлемую сущность своих механистических установок в период с 1902 по 1931 г., а с другой — показать свое отношение к дарвинизму в настоящее время.

«Замечу, — говорю я в своей вышецитированной статье, — что динамическое воззрение на природу и закон подвижного равновесия хотя и вытекают один из другого, но представляют далеко не одно и то же, в чем легко убедиться на примере великих законов «борьбы за существование» и вытекающего отсюда «естественного отбора». Оба закона Дарвина, несомненно, динамические, но в их формулировке совершенно отсутствует принцип подвижного равновесия. В самом деле, беря эти законы в абстрактной форме, мы логически должны притти к абсурдному заключению, что борьба и отбор среди многих должны закончиться образованием некоего единого наиболее приспособленного существа, поглотившего всех остальных и, очевидно, в конечном счете тоже погибающего из-за своего одиночества. Не говоря уже об абсурдности такого заключения, мы на конкретных примерах в природе постоянно видим, что сильнейшие мирно уживаются бок-о-бок со слабейшими, что, кроме борьбы, здесь происходит, повидимому, даже какая-то взаимопомощь. Подобного рода явления можно наблюдать в каждой ассоциации растений и животных, что и послужило главным образом поводом к сильнейшей аргументации против «железных законов» Дарвина. Так, напр., Кропоткин (1902) в своей замечательной книге «Взаимная помощь как фактор эволюции» выступил защитником совершенно противоположного идеалистического взгляда на сущность взаимоотношений между живыми организмами, где он видит только взаимопомощь и кладет ее в основу принципа эволюции. В действительности и законы Дарвина и воззрения Кропоткина являются лишь крайними, а потому и односторонними выражениями одной и той же сущности, которую, очевидно, нужно формулировать как-то иначе, чтобы она стала нам понятной» (Еленкин, 1921, стр. 79).

Прежде всего необходимо отметить, что я совершенно неправильно придал выражению Дарвина «борьба за существование» (struggle for existence) значение «закона». Сам Дарвин в «Происхождении видов путем естественного отбора» вполне определенно выяснил тот широкий смысл, который он придает этому выражению: «Я должен предупредить, — говорит он, — что применяю это выражение (this term) в широком и метафорическом смысле (in a large and metaphorical sense), включая сюда зависимость одного существа от другого (including dependence of one being on another), а также подразумевая (что еще важнее) не только жизнь одной особи, но и успех ее в обеспечении себя потомством. . . Во всех этих значениях, нечувствительно переходящих одно в другое, я ради

удобства прибегаю к выражению — борьба за существование» (русский перевод в издании 1896 г., стр. 45, англ. изд. 1901 г., стр. 78). К. А. Тимирязев неоднократно решительно протестовал как против слишком усердных его ревнителей, так и недобросовестных противников идей Дарвина, принимающих это выражение в узком, т. е. в буквальном смысле слова. Так, напр., в своей вступительной статье «Значение переворота, произведенного в современном естествознании Дарвином» к «Происхождению видов» (русский перевод 1896 г.) К. А. Тимирязев в подстрочном примечании на стр. VI—VII дает исчерпывающее объяснение этого выражения, которое, впрочем, он считает неудачным: «Способность организмов противостоять вредным влияниям и пользоваться благоприятными условиями, — состязание с конкурентами на то же место в природе, — и наконец, в несравненно меньшей степени, уничтожение одних организмов другими, — всю эту сложную совокупность отношений живых существ между собой и с окружающей средой Дарвин назвал иносказательно и ради краткости „борьбой за существование“. Ничто, быть может, не принесло его учению столько вреда, как эта метафора, без которой он мог бы обойтись, если бы только предвидел те выводы, которые будут из нее сделаны. Термина „естественный отбор“ для его целей было бы совершенно достаточно» (l. c.).

Таким образом вполне ясно, что под «борьбой за существование» Дарвин разумел взаимоотношения между компонентами в группировках растений и животных, а также их зависимость от внешней среды. Эти многообразные взаимоотношения, хотя и объединяются Дарвином в одно понятие «борьбы за существование», но это понятие представляет лишь констатацию многочисленных фактов в общей форме и не является законом. Другое дело — гениальная идея естественного отбора, которую следует считать законом именно потому, что она объясняет эволюцию на основе широкой фактической разработки Дарвином, главным образом, его понятия «борьбы за существование». Сам Дарвин в предварительном очерке своего учения в 1844 г. (Дарвин. Соч., т. 3, стр. 139, изд. Акад. Наук СССР) говорит о законе естественного отбора, нигде, однако, насколько мне известно, не возводя в ранг закона понятия борьбы за существование. В этом же смысле неоднократно высказывался и К. А. Тимирязев (см., напр., К. А. Тимирязев, «Исторический метод в биологии», 1922, стр. 157: «Сущность дарвинизма в законе естественного отбора. . .»).

Замечу, что еще Энгельс в свое время обратил особое внимание в своих многочисленных высказываниях (Анти-Дюринг, стр. 47, 48, 49; Диалектика природы, стр. 36, 37, 123, 224, 225) на неудачное выражение Дарвина — «борьба за существование». Энгельс указывает, что «все дарвиново учение о борьбе за существование есть попросту перенесение гоббсова учения bellum omnium contra omnes и буржуазного экономического учения о конкуренции, а также мальтусовской теории народонаселения из сферы общества в область органической природы» (Диалектика природы, стр. 36 и 225). Следует, однако, подчеркнуть, что сам Дарвин, несмотря на некоторые свои ошибки в этом отношении, все же понимал свое выражение в метафорическом смысле, т. е. не только в смысле односторонней «борьбы» (см. выше). Поэтому чрезвычайно ценно, что К. А. Тимирязев особенно подчеркнул значение метафоричности дарвиновского выражения для учения Дарвина в целом (см. выше), хотя в силе и остается замечание Энгельса относительно борьбы за существование: «Прежде всего необходимо строго ограничить ее борьбой, происходящей от *перенаселения* (курсив в оригинале. — *А. Е.*) в мире растений и животных, — борьбой, действительно происходящей на известной ступени развития растительного царства и на низшей ступени развития животного царства. Но необходимо строго отличать от этого те случаи, где виды изменяются, старые из них вымирают, а их место занимают новые, более развитые, *без* (курсив в оригинале — *А. Е.*) подобного перенаселения: например при переселении растений и животных в новые места, где новые климатические, почвенные и т. д. условия вызывают изменение» (Энгельс. Диалектика природы. Партизд., изд. 6, 1933, стр. 123).

Из всего вышеизложенного вполне ясно, что «борьба за существование» в смысле Дарвина ни в коем случае не может быть противопоставлена, как это сделано мною, односторонней идее Кропоткина о «взаимопомощи» в качестве основного фактора эволюции, так как эта последняя идея целиком была уже включена самим Дарвином в его понятие о «борьбе за существование». Таким образом моя идея о необходимости примирить Дарвина с Кропоткиным на основе «закона» подвижного равновесия совершенно отпадает, тем более что сущность подвижного равновесия, именно как фактической идеи, а не в смысле универсальной концепции этого понятия в качестве всеобщего «закона» природы, представляет лишь неудачно формулированный факт наличия функциональных отношений между организмами. Следовательно, фактическое содержание идеи подвижного равновесия до некоторой степени близко к дарвиновскому понятию «борьбы за существование», так как это выражение Дарвина в общей форме также сводится лишь к простой констатации функциональной зависимости между организмами. Однако между дарвиновской «борьбой за существование» и «законом» подвижного равновесия в смысле функциональных отношений имеется, конечно, и существенная разница, заключающаяся в моей сугубо механистической трактовке этого последнего, на что́ я уже указывал. Ничего подобного нельзя сказать по отношению к пониманию «борьбы за существование» у Дарвина.

Но чем же можно объяснить, что не только мною, но и многими сторонниками [1] Дарвина закон естественного отбора непосредственно связывался с узким, т. е. буквальным пониманием борьбы за существование, несмотря на то, что сам Дарвин, как было указано выше, дал вполне ясное разъяснение, в каком именно смысле он понимает это свое выражение. Основываясь на своем личном примере, я полагаю, что виною этого, главным образом, было невольное «омеханизирование», если так можно выразиться, идей Дарвина под влиянием крупных старых естествоиспытателей, начиная с Ламарка, которые (напр., Э. Жеффруа Сент-Илер, Спенсер и мн. др.) придерживались в большей или меньшей степени механистического уклона в своем миросозерцании. В этом отношении сам Дарвин представляет редкое исключение среди современных ему и многих позднейших естествоиспытателей, так как механистическое мировоззрение было ему в целом, в качестве стихийного диалектика, совершенно несвойственно. И вот именно эта особенность его учения, построенного на непосредственном и глубоком изучении живой природы, возносящая его в настоящее время на огромную высоту, лично мною и многими другими естественниками воспринималась как крупный недостаток. Многие из нас приблизительно так характеризовали его учение: Дарвин великий естествоиспытатель, но ему недостает философской глубины Ламарка и Спенсера, разумея под «философией» главным образом механистические установки этих последних. Отсюда понятно, что, будучи в первую половину своей научной деятельности (с 1902 по 1931 г.) убежденным и последовательным механистом, я мыслил механистически, вследствие чего понимал дарвиновскую идею естественного отбора очень упрощенно, как непосредственный результат борьбы за существование в узком, т. е. в буквальном смысле этого выражения. Но такое понимание отбора неминуемо ведет к логическому абсурду, что́ уже в то время было подчеркнуто мною в моей статье 1921 г. (см. вышеприведенную цитату), конечно, при условии постоянства внешней среды. А это и заставило меня, как сказано выше, формулировать идею подвижного равновесия в качестве всеобъемлющего «закона», примиряющего в «объективной форме» понятия о «борьбе» и «взаимопомощи», которые в качестве самостоятельных, но противоречащих

[1] К числу «не по разуму усердных сторонников» Дарвина, придававших неправильное освещение его выражению «борьба за существование», К. А. Тимирязев (см. подстрочное примечание на стр. VI в его вышецитированной статье) причисляет французскую переводчицу трудов Дарвина Клеманс Ройе. Этот факт особенно замечателен, так как переводчице или переводчику естественно надлежало бы вникать в каждую фразу великого ученого, чтобы правильно понять и безупречно передать на чужом языке основную идею его произведений.

друг другу «законов», как казалось, не могли применяться к объяснению одного и того же явления, т. е. эволюции органического мира.

В настоящее время, под влиянием изучения материалистической диалектики, которая, по выражению Ленина, «в собственном смысле есть изучение противоречия в самой сущности предметов» (Ленин. Философские тетради, стр. 263), действительно могут показаться более чем странными мои построения в этом отношении, для разрешения которых мне пришлось формулировать новый «закон», по существу дела (а не по внешнему механистическому его выражению) давно уже открытый Марксом и Энгельсом, понятно, не в качестве закона, а в смысле одной из методологических установок диалектического материализма. Поэтому, на основании личного опыта, я считаю необходимым особенно подчеркнуть, что наиболее трудное (в смысле правильного понимания учения Дарвина) заключается в надлежащем усвоении его идеи естественного отбора, обоснованной на таком колоссальном количестве фактического разработанного материала, что эту идею следует считать уже не гипотезой, а законом эволюции органического мира. И в этом отношении величайшая историческая заслуга К. А. Тимирязева, раскрывшего нам учение Дарвина во всей его чистоте, заслуга, которую мы, современники Тимирязева, в большинстве не сумели, к сожалению, оценить по достоинству, но которая тем более ярко выявилась в настоящее время.

Моя попытка «заменить» учение Дарвина «законом» подвижного равновесия свидетельствует, таким образом, о полном непонимании основ этого учения. Но несомненно, что эта попытка объективно явилась вредной. Стараясь, на основе представления о подвижном равновесии, «примирить» учение Дарвина с воззрениями Кропоткина, я в своей статье 1921 г. упустил из виду, что идея процесса исторического развития, составляющая основу дарвинизма, была абсолютно чужда моему «закону» подвижного равновесия в той грубо механистической его трактовке, которая развивалась мною. Лишь впоследствии в своей теории эквивалентогенеза я попытался расширить свой «закон» в этом направлении. Но и эта попытка, как мы увидим дальше, также носившая грубо механистический характер, тем самым была обречена на неудачу. Но, разумеется, учение Дарвина, наметившее правильный путь к плодотворному движению вперед естествознания, не могло исчерпать и разрешить все те проблемы биологии, которые выдвигаются нами в настоящее время. В частности, к числу таких проблем относится проблема симбиоза, конечно, не в смысле общих установок, которые в общих чертах были намечены Дарвином, а в смысле детальной разработки вопросов, связанных с этой проблемой. В этом отношении как у иностранных авторов, напр., Швенденер (Schwendener, 1869), Борнэ (Bornet, 1873), Де-Бари (De-Bary, 1879), Рейнке (Reinke, 1873, 1894), Вернер Магнус (Werner Magnus, 1900), Ноэль Бернар (Noël Bernard, 1909), Пиерантони (Pierantoni, 1910, 1918, 1920), Портье (Portier, 1918), Люмьер (Lumière, 1919), Коллери (Caullery, 1922), Пашер (Pascher, 1929), Гейтлер (Geitler, 1933, 1934), так и в русской литературе, начиная еще с Фаминцына и Баранецкого (1867) и до недавнего времени, напр. Мережковский (1910), Козо-Полянский (1921, 1924, 1925, 1937) имеется немало разнообразных теоретических высказываний, особенно по вопросу о лишайниковом симбиозе, напр. Артари (1899, 1903), Еленкин (1902, 1904, 1906, 1907, 1921, 1935), Данилов (1910, 1927, 1929, 19[illegible]) и др. Эти высказывания во многих случаях противоречат основным положениям материалистической диалектики. В ближайшем будущем я собираюсь дать критический разбор этих теорий в связи с моими собственными установками по этому вопросу в настоящее время так же, как и по вопросу о принципах построения моей «комбинативной» системы лишайников в связи с «законом гомологических рядов» Н. И. Вавилова в смысле отношения этих построений к учению Дарвина.

II. О несостоятельности моей теории эквивалентогенеза

Сущность этой теории, впервые опубликованной мною в 1926 г. ([illegible] Инст. опытн. раст. Гл. бот. сада, IV, 1, 1926, стр. 1—24, с 2 графиками) была сформулирована мною следующим образом: «Идеальная или зеркальная форма эквивалентогенеза выражается полным функциональным соответствием между организмом и средой. Отклонения от этого соответствия обусловливаются влиянием отрицательных[1] факторов, ведущих к [illegible], в течение которого, на основе [illegible] равновесие во отношении к среде, т. е. эквивалентогенеза, представляющий [illegible] или равноценные замещения [illegible] прежних его состояний к новым, в смысле [illegible] (l. c., стр. 23, 21). Первый случай — полное функциональное соответствие между организмом и средой — я графически [illegible] (l. c., фиг. 1) двумя горизонтальными линиями, из которых верхняя изображает внешнюю среду, а нижняя, параллельная ей — [illegible] движение организма на основе макси[illegible] [illegible]

[illegible]

Теперь [illegible] эквивалентогенеза, [illegible] на основе «закона» подвижного равновесия [illegible], между прочим, то обстоя-

[1] [illegible]

тельство, что по справедливому замечанию некоторых из моих критиков этот «закон», несмотря на свою кажущуюся динамичность, все же статичен по существу дела, так как беспрерывные колебания то в одну, то в другую сторону от идеального равновесия двух компонентов существования, символически выражавшиеся мною колебаниями коромысла весов, все время происходят лишь около одной неподвижной точки.

Отсюда понятно мое последующее устремление расширить «закон» подвижного равновесия идеей «равнозначных замещений», т. е. идеей «эквивалентогенеза» в качестве основного фактора эволюции органического мира. Замечу, что в моих построениях очень отчетливо выразился триадический ритм эволюции по известной схеме Гегеля (тезис, антитезис, синтезис). В общем виде «триада эквивалентогенеза» представлена мною схематически в моей вышеуказанной статье (l. c., стр. 15), где с помощью символики функциональных отношений иллюстрируется переход от тезиса, т. е. эквивалентной стадии организма, через антитезис, т. е. некробиоз (некротическое движение, сменяющееся биотическим движением), к синтезу, т. е. к восстановлению прежней эквивалентной стадии, но уже на новой основе молекулярного строения плазмы. Подобные триады в процессе эволюции организмов могут повторяться до бесконечности, причем последний (третий) член старой триады каждый раз начинает новую. Частный пример триады эволюции на основе эквивалентогенеза от ризопод до флагеллат приведен мною на стр. 18 (l. c.). Эта схема базируется на моих фактических исследованиях о филогенетических взаимоотношениях между организмами, составляющими группу эвглений (Еленкин, 1924). Таким образом с внешней стороны эти триады как будто соответствуют тому, что понимал Плеханов под триадическим ритмом движения в своей книге «К вопросу о монистическом взгляде на историю» («всякое явление, развиваясь до конца, превращается в свою противоположность, но так как новое, противоположное первому, явление также в свою очередь превращается в свою противоположность, то третья фаза развития имеет формальное сходство с первой»; цит. по 4-му изд.).

Однако вполне ясно, что теория эквивалентогенеза, базирующаяся на «законе» подвижного равновесия, по существу дела не может иметь ничего общего с основами диалектического материализма.

В самом деле рассмотрим основное, чисто спекулятивное положение теории эквивалентогенеза. Последнее заключается в том, что «изменение формы равнозначно (эквивалентно) изменению среды», вследствие чего между формой и средой, как мне казалось, символически можно было в известном смысле как бы поставить знак равенства, откуда следовало, что «при новых условиях существования отношение изменившегося организма к новой среде остается по существу тем же, что и раньше, т. е. отношение это остается всегда постоянным и равным единице,[1] разумеется, при условии одинакового выявления жизненности или жизненной энергии в том и другом случае, т. е. если имеется полное соответствие между формой, молекулярным строением плазмы и средой» (1926, l. c., стр. 5).

Если исходить из этого гипотетического положения, то дальнейшее его развитие, в смысле выяснения причин обычно наблюдаемого несоответствия между организмом и средой, логически является вполне обоснованным. Но в том-то и дело, что исходный пункт моих дальнейших рассуждений, представляющий односторонний вывод из символического определения жизни, является ложным механистическим построением, а поэтому совершенно ошибочен и сделанный мною отсюда вывод, что «никакое новообразование ни в коем случае не может быть полезным в смысле увеличения жизненной потенции, уже достигшей своего предела. . . Поэтому всякое новообразование может быть безразличным или вредным, так как уменьшение этой потенции, в смысле тормозящего

[1] Полное соответствие организма и среды я символически выражал единицей. В таком случае нуль символизировал смерть, а разные стадии некробиоза могли быть представлены дробями меньше единицы.

влияния какого-либо новоприобретенного признака, логически вполне обосновано» (1926, l. c., стр. 5). Увлекшись, как это вообще характерно для механистов, отвлеченными, абстрактными схемами и символами и формально логическими построениями, так далеко отстоящими от действительной природы в ее своеобразии, я, таким образом, с самого начала впал в ошибку. Вышеприведенное мое утверждение в корне порочно и противоречит учению Дарвина, который считал, что процесс возникновения полезных признаков происходит у вполне нормальных организмов, чем и обусловливается эволюция органического мира путем естественного отбора.

Как известно, одной из огромных заслуг Дарвина является то, что он, вскрыв причины органической целесообразности, вместе с тем показал и ее относительный характер. Но именно потому, что целесообразность в природе относительна, а не абсолютна, — ясно, что ни о каком «полном соответствии» организма со средой говорить не приходится. Это представление носит сугубо отвлеченный характер и потому неправильно.

Таким образом исключительность моей абстрактной концепции в том смысле, что возникновению всякого полезного признака непременно предшествует некробиотическая стадия организма, безусловно отпадает, но это, разумеется, все-таки не значит, что в отдельных случаях подобные явления не могут иметь места. Кроме того, необходимо особенно подчеркнуть, что моя теория эквивалентогенеза даже с механистической точки зрения отнюдь не является эволюционной теорией, так как представляет ряд гипотетических построений, касающихся абстрактного, изолированного организма вне всякой связи его с органическим миром, т. е. здесь допущена та же коренная ошибка, что и по отношению к трактовке «закона» подвижного равновесия, где явления рассматривались также абстрактно в метафизическом аспекте, а не как связное единое целое, где предметы и явления органически связаны друг с другом, зависят друг от друга и обусловливают друг друга, что составляет одно из основных положений диалектического материализма.

Конечно, движущие силы эволюционного процесса этой теорией ни в какой мере не вскрываются. Только дарвиновский естественный отбор показал нам, какова действительная основная причина органической эволюции.

Таким образом теория эквивалентогенеза, базирующаяся на механистических установках «закона» подвижного равновесия, тем самым механистична и неправильна в своей основе. Хотя эта теория и представляет некоторый сдвиг от циклического движения, заложенного в идее подвижного равновесия, в сторону эволюционной динамики, но механистическое ее построение в духе неоламаркистов-эктогенетиков, разумеется, является совершенно неприемлемым. Поэтому и триадический ритм эволюции, выявляющийся в построении эквивалентогенеза, лишь внешним образом, а не по существу несколько сближает эту теорию с основными положениями материалистической диалектики.

Из всего вышесказанного должно быть ясно, что моя попытка интерполировать «закон» подвижного равновесия в область эволюционной проблемы (каковой и является теория эквивалентогенеза) совершенно неудачна. Не отвечая ни на один из основных вопросов, стоящих перед всякой эволюционной теорией, исходя из ошибочных предпосылок, имея сугубо абстрактный, спекулятивный характер, эта теория может служить наглядным примером того, к каким отрицательным результатам приводит в биологии последовательно проводимая механистическая точка зрения.

Несмотря на вышеуказанные отрицательные стороны теории эквивалентогенеза, делающие ее в общей форме совершенно неприемлемой, я считаю необходимым отметить и положительное значение некоторых идей в моей статье, в случае если они впоследствии будут развиты на основе установок диалектического материализма. Так, напр., вопрос о периодичности некробиотических рядов, сменяемых созданием полноценных новых организмов, конечно, не в смысле универсальной эволюционной идеи, а лишь как явление частного порядка, по моему мнению, заслуживает известного внимания.

Далее заслуживает также внимания сама по себе довольно банальная мысль, представляющая в сущности самоочевидную истину или, как говорят англичане, «труизм» (truism), а именно мысль о том, что взаимоотношения между протоплазмой и оболочкой растительной клетки, напр. у водорослей и других протистов, в случае ненормального видоизменения этой последней (напр. инцистация или капсуляция оболочки), тесно связаны не только с вопросом об изменчивости у этих организмов, но и должны являться путеводной нитью при такого рода исследованиях. Однако этот труизм до сих пор не нашел себе достаточно яркого отражения в биосистематических и морфологических работах альгологов и, во всяком случае, не является стимулом для планомерных исследований в этом направлении. Правда, кое-что в этом смысле уже намечено в альгологических работах, напр. по десмидиевым (Еленкин, 1915), жгутиковым (Еленкин, 1924) и особенно по синезеленым водорослям как в моих работах, так и в работах моих сотрудников (Еленкин и Данилов, 1917; Еленкин и В. И. Полянский, 1922; Голлербах, 1923, 1928; Косинская, 1926; В. И. Полянский, 1934; см. также общую часть моей «Монографии синезеленых водорослей», СССР, 1936, стр. 100—108 и 378—394), но насколько разработка этого важного вопроса чужда современной альгологии, видно на примере диатомовых водорослей, биосистематика и морфология которых совершенно не затронуты в указанном направлении. Так, напр., в такой полной сводке по морфологии и биологии водорослей, как одного из крупнейших современных альгологов Fr. Oltmanns (2-е изд. 1922—1923), мы не находим ответа на такие важные вопросы, как, напр.: 1) какова вообще зависимость между инкрустированием оболочки диатомовых кремнеземом и обменом веществ; 2) существуют ли какие-либо другие способы обмена (напр. через места захождения створок), кроме щели шва и порового аппарата; 3) чем компенсируется отсутствие щели шва у *Pseudoraphideae* и *Centricae*; 4) существуют ли среди диатомовых формы, совершенно лишенные порового аппарата.

Наконец, вопрос о триадическом ритме, конечно, не в смысле общей эволюционной концепции на механистической основе, а как частное выявление эволюции на базе дарвиновского принципа дивергенции, также заслуживает внимания, тем более что Козо-Полянскому (1925), на год раньше опубликования моей статьи (Еленкин, 1926), удалось обнаружить некоторые интересные случаи триадического ритма в эволюции высших растений.

Таким образом моя статья об эквивалентогенезе, если отбросить ее универсально-механистические установки, может иметь некоторое значение в смысле выдвижения некоторых частных, но очень важных биологических вопросов преимущественно по отношению к биологии низших водорослей и других протистов.

III. Об отношении принципа подвижного равновесия в физике и химии к фактическому содержанию идеи подвижного равновесия в биологии

Из всего вышеизложенного с полной очевидностью следует, что «закон» подвижного равновесия и теория «эквивалентогенеза», построенная на этом «законе», оказываются совершенно несостоятельными, что не значит, однако, что самый факт функциональной зависимости между явлениями, неудачно выраженный мною в этих обобщениях, не имеет места. Поэтому, во избежание недоразумений и было бы лучше говорить лишь о последнем, тем более что, как известно, «закон» или, как его обычно называют, «принцип подвижного равновесия» имеет вполне определенное значение в физике и химии и лишь очень слабо связан с идеей подвижного равновесия в биологии. В связи с этим считаю нелишним остановиться на этом вопросе несколько подробнее.

Принцип подвижного равновесия в самой общей форме был высказан еще Мопертюи в XVIII в. под именем принципа наименьшего принуждения, затем в конкретной форме получил применение в формуле Клапейрона (явления плавления и испарения) и, наконец, совершенно определенно в общем виде был формулирован В. Гиббсом в 1876 г. Но формулировка Гиббса, как указывает Байков (1914), носила слишком отвлеченный математический характер, почему

и прошла незамеченной, и, только благодаря работам Вант-Гоффа, Ле-Шателье, а также Брауна, этот принцип получил вполне определенное конкретное выражение. Вант-Гоффа высказал его применительно к изменениям систем [1] в зависимости от температуры. Ле-Шателье обобщил его и для других воздействий, а Браун исследовал и доказал его логическую необходимость.

В самом общем виде этот принцип, выдвигаемый термодинамикой и статистической физикой, известный в настоящее время под именем принципа Ле-Шателье — Брауна (Хвольсон. Курс физики. III, 1935, стр. 375), может быть кратко формулирован следующим образом: «Всякая система, находящаяся в равновесии, при внешнем воздействии, выводящем ее из этого состояния, стремится перейти в состояние, при котором это воздействие ослабляется» (Ландау и Лифшиц, Статистическая физика. 1938, стр. 100). Этот принцип применим к системе, находящейся в динамическом равновесии, но выведенной из него каким-либо внешним воздействием. Как известно, для существования динамического равновесия необходимо наличие, по крайней мере, двух противоположных процессов, протекающих с равной интенсивностью. Если под влиянием внешнего фактора один из этих процессов усилится, в результате чего произойдет какое-то определенное изменение в системе, а именно нарушение динамического равновесия, то по принципу Ле-Шателье — Брауна система будет стремиться перейти в прежнее состояние, т. е. в состояние динамического же равновесия, но на новой основе. Для этого возможен только один путь, а именно одновременное усиление второго процесса, обратного первому, чтобы интенсивности обоих процессов снова сравнялись. Только таким путем система может компенсировать усиление первого процесса.

Желая сравнить принцип подвижного равновесия в физике и химии с фактическим содержанием идеи подвижного равновесия в биологии, мы остановимся на формулировке Вант-Гоффа, где этот принцип высказан в наиболее простой форме, которая гласит следующее: «Всякое равновесие между двумя различными состояниями материи [2] перемещается, вследствие понижения температуры, к той из двух систем, образование которой развивает теплоту». (Tout équilibre entre deux états différents de la matière se déplace, par un abaissement de la température, vers celui des deux systèmes dont la formation développe de la chaleur. Van't-Hoff, 1884, pag. 161.)

Понятно, что в том случае, если температуру мы будем не понижать, а повышать, то произойдет тот из двух прямо противоположных процессов, который связан с поглощением теплоты. Таким образом тут идет речь о перемещении уровня равновесия, которое само по себе остается неизменным, именно динамическим равновесием, основанным на эквивалентности взаимно противоположных процессов. Другими словами, перемещение уровня динамических равновесий представляет собою движение, вследствие чего эти равновесия можно назвать подвижными для данной системы. Поэтому Вант-Гоффа и характеризует закономерность этого процесса как «принцип подвижного равновесия» (Il désire indiquer comme principe de l'équilibre mobile (Van't-Hoff, 1884, p. 161)! «В настоящее время, — говорит Байков, — этот принцип является общепризнанным. . . Он не только объединяет самые разнообразные явления, но и указывает на необходимость таких фактов, которые прежде представлялись непонятными и странными. Он применим и к физическим процессам. . . и к химическим явлениям самого разнообразного характера. . .» (Байков, 1914, стр. 66).

Само название «принцип подвижного равновесия» заключает в себе два логических момента: во-первых, понятие подвижного равновесия, а во-вторых, принцип, указывающий на те следствия, которые вытекают из формулировки Вант-Гоффа. Очевидно, что самое понятие подвижного равновесия заключается в первой части этой формулы, вторая же ее часть («. . . к той из двух систем,

[1] Под системой мы разумеем соприкасающиеся тела, отличающиеся друг от друга физическими и химическими свойствами и могущие приходить в круг в друга и обмениваться своими составными частями (Млодзеевский, 1922, стр. 60).

[2] В данном случае речь идет о двух агрегатных состояниях материи: жидкость и ее пар

которая развивает теплоту») является уже принципом, так как указывает на направление перемещения. Таким образом под подвижным равновесием в физике и химии разумеется такой процесс, протекающий в находящейся в динамическом равновесии системе, когда уровень этого равновесия перемещается с изменением внешних воздействий и само равновесие снова становится динамическим. Промежуточные ступени, когда с изменившимися условиями система достигает динамического равновесия на новой основе, в рассмотрение понятия подвижного равновесия не включаются; на направление же этого процесса указывает принцип Вант-Гоффа.

Не то в биологии. В биологическом толковании это понятие применяется гораздо шире, так как здесь учитывалось не только перемещение одного состояния, именно динамического равновесия, основанного на зависимости двух взаимно-противоположных процессов, но также и все многочисленные колебания около этого перемещающегося состояния, которое является лишь частным случаем этих колебаний, как некоторые моменты в непрерывном процессе жизнедеятельности данного организма. Такое различие в понимании подвижного равновесия вызывается различием самих объектов, к которым применяется данное понятие.

Иллюстрируем сказанное на примерах физической системы, индивидуального организма, симбиоза и ценоза.

В качестве простейшего примера физической системы возьмем двухфазную систему из воды и пара, находящуюся в замкнутом пространстве. При некоторых температурных условиях данная система достигнет состояния динамического равновесия, т. е. пар станет насыщенным. В этом случае в единицу времени столько же частиц пара будет переходить в воду, сколько частиц воды в пар. Получается определенный уровень равновесия. Повысим температуру на некоторое число градусов. Тогда количество воды уменьшится на строго определенную величину, а количество пара увеличится, и система снова придет в динамическое равновесие, что даст нам новый уровень равновесия. Повторяя этот процесс, увидим, что повышению температуры на определенную высоту соответствует определенное уменьшение количества воды и увеличение пара. Закономерность — равномерная, и кривая — плавная.

Если теперь взять биологические примеры и применить к ним понятие подвижного равновесия со стороны того фактического содержания, которое мы выяснили выше, то здесь отчетливо выявится, что даже с механистических позиций мы должны признать большое различие в понимании подвижного равновесия в физике и химии, с одной стороны, и в биологии — с другой, хотя эти позиции, как нельзя более, характеризуются именно стремлением свести сущность жизненных проявлений исключительно к простейшим физико-химическим процессам. Действительно, возьмем в качестве примера индивидуального организма зеленое растение и будем рассматривать его жизнь с физико-химической стороны. Тогда величинами, определяющими его состояние, должно признать соотношение между основными энергетическими процессами — ассимиляцией и диссимиляцией, а состоянием динамического равновесия — такой случай, когда оба эти процесса в каждый данный момент равны. Очевидно, что такому состоянию должен соответствовать определенный период времени в течение суток. До этого момента будет преобладать ассимиляция (на свету), после — диссимиляция (в темноте). В некоторый момент, совершив полное колебание, состояние растения опять переходит через среднюю точку, и в следующие сутки картина повторяется. Но так как различные сутки отличаются друг от друга, а, с другой стороны, в продолжение их могут происходить различные резкие изменения условий, то характер этих колебаний будет неравномерным.

В качестве второго биологического примера возьмем лишайниковый симбиоз, к которому можно применить все рассуждения предыдущего примера относительно суточного хода колебаний внешних условий, но с тем осложнением, что мы должны их прилагать не к росту одного организма, а к взаимоотношениям двух компонентов, возникающим на основе преобладания роста то одного, то

другого из них. Очевидно, динамическое равновесие будет достигнуто при условиях, одинаково благоприятствующих росту обоих компонентов. В остальное время будет преобладать рост то гриба, то водоросли, и график, символизирующий их отношение, будет колебательным. В данном примере дело осложняется еще тем, что большое влияние, помимо мелких суточных колебаний, оказывают более продолжительные изменения, определяющие общее направление мелких колебаний в сторону того или другого компонента. К такого рода влияниям относятся, напр., сухое или дождливое лето, положение лишайника на теневой или солнечной стороне ствола дерева и т. д. Эти влияния могут настолько сильно смещать соотношение компонентов, что симбиоз в результате распадается: или гриб поедает всю водоросль и сам погибает, или водоросль, обильно размножаясь, разрушает тело лишайника. Такая же точка зрения может быть приложена в общих чертах и к еще более сложным случаям взаимоотношений между организмами, а именно — к ценозам.

Вышеприведенные примеры наглядно показывают, что между понятиями подвижного равновесия в биологии, с одной стороны, а с другой — в физике и химии имеется связь лишь в самой общей форме, которая выражается лишь в том, что изменение факторов внешней среды обусловливает выведение любой системы, находящейся в динамическом равновесии (пар и вода, ассимиляция и диссимиляция, компоненты симбиоза и ценоза), из этого состояния, причем та же система опять возвращается к динамическому равновесию, а затем снова выводится из равновесия и опять переходит в прежнее состояние и т. д., т. е., другими словами, общим моментом здесь является лишь простое констатирование факта ритмической смены динамического равновесия закономерными его нарушениями под воздействиями изменившихся условий окружающей среды. Очевидно, что в явлениях жизни повторные состояния динамического равновесия некоторых процессов оказываются наименее существенными и наиболее краткими моментами, в силу чего основным содержанием биологического понимания подвижного равновесия являются именно колебания вокруг этих точек, т. е. промежуточные состояния между состояниями динамического равновесия. Кроме того, весьма существенно то обстоятельство, что принцип подвижного равновесия, примененный к системам физических или химических взаимосвязанных процессов, дает исчерпывающую характеристику динамики данной системы в целом, тогда как в области биологических объектов он затрагивает или отдельные протекающие в них процессы, или касается состояния объекта вообще, без вскрытия именно биологической его специфики и направленности его развития. Иными словами, понятие подвижного равновесия в биологии не содержит в себе в действительности ничего иного, кроме утверждения функциональной связи между отдельными проявлениями жизни в индивидуальном организме или между компонентами симбиоза и ценоза.

Таким образом понятие подвижного равновесия, хотя условно и может быть применено, как это было сделано мною, к индивидуальному циклу развития организма и симбиоза, но именно, в силу своего циклического, а не развернутого движения, это понятие по существу дела не соответствует принципу подвижного равновесия в физике и химии, который характеризуется также и тем, что динамическое равновесие всегда восстанавливается здесь на новой, а не на старой основе.

Правда, в моей механистической эволюционной теории эквивалентогенеза момент развернутого движения на постоянно новой основе отчасти выявлен, но и при такой поправке к прежней моей концепции подвижного равновесия это понятие имеет мало общего с законом или принципом подвижного равновесия в физике или химии, так как в биологической его трактовке совершенно не учитывались для каждого конкретного случая ни сущность перемещения, ни направление процессов, представляющих общий результат одновременно совместных воздействий самых разнообразных факторов среды на индивидуальные организмы и, особенно, на симбиоз, где взаимоотношения обоих компонентов чрезвычайно запутаны в деталях.

Таким образом, в силу того, что, с одной стороны, моя механистическая формулировка «закона» подвижного равновесия, в смысле универсальной концепции, совершенно неприемлема, а с другой — между пониманием динамического содержания идеи подвижного равновесия в биологии и принципом подвижного равновесия в физике и химии очень мало общего, я полагаю, что в биологии необходимо совершенно отказаться от выражения «подвижное равновесие». В тех же случаях, когда мы имеем дело с явлениями симбиоза или ценоза, т. е. с системой двух или нескольких организмов, мы можем говорить только о функциональных взаимоотношениях между компонентами данной системы, памятуя о том, что простая констатация функциональной связи есть лишь первая ступень в познании данных явлений, требующих дальнейшего выяснения конкретной сущности этих взаимоотношений на основе дарвинизма и точных фактов.

ЛИТЕРАТУРА

Авенариус. Критика чистого опыта. Русск. перевод. СПб., т. I, 1907, т. II, 1909. — Авенариус. Человеческое понятие о мире. Русск. перевод. СПб., 1901. — Артари А. К вопросу о влиянии среды на форму и развитие водорослей. Москва, 1903. — Байков А. А. Принцип подвижного равновесия. Новые идеи в химии. I, СПб., 1914. — Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Доклад на [illegible] Всероссийском селекционном съезде в г. Саратове 4 июля 1920 г. Саратов, 1920. — Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Акад. с.-х. наук им. В. И. Ленина. Всесоюзн. инст. растениев. НКЗ СССР, 1935. — Голлербах М. М. О новом виде синезеленой водоросли из рода *Tolypothrix* Kütz. и новой секции этого рода. Бот. матер. Инст. споров. раст., II, 12, 1923. — Голлербах М. М. К морфологии *Tolypothrix Elenkinii* в природных и лабораторных условиях обитания. Русск. арх. протистологии, 1928, VII, 3—4. — Грове. Соотношение физических сил. Перев. А. Зеленского и И. Мечникова. Харьков, 1864. См. Энгельс, Диалектика природы. Партизд., 1933, стр. 16 и 236.— Данилов А. Н. О взаимоотношениях между гонидиями и грибными элементами в лишайниковом симбиозе. Изв. СПб. бот. сада, 1910, X, 2. — Данилов А. Н. *Nostoc* в симбиозе. Русск. арх. протистологии, 1927. — Данилов А. Н. Введение в синтез лишайника. Изв. Гос. бот. сада, XXVIII, 1929. — Данилов А. Н. Лишайниковый симбиоз. Природа, 1933, № 11. — Дарвин. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение избранных пород в борьбе за жизнь. Изд. Поповой, СПб., 1896. — Дарвин. Сочинения, т. 3, изд. Акад. Наук СССР, 1939. — Еленкин А. А. К вопросу о внутреннем сапрофитизме у лишайников. Изв. СПб. бот. сада, 1902, II, 3. — Еленкин А. А. Новые наблюдения над явлениями эндосапрофитизма у лишайников. Изв. СПб. бот. сада, 1904, IV, 2. — Еленкин А. А. Симбиоз как идея подвижного равновесия сожительствующих организмов. Изв. СПб. бот. сада, 1906, VI, 1. — Еленкин А. А. Явления симбиоза с точки зрения подвижного равновесия сожительствующих организмов. I. Микориза и аналогичные проявления симбиоза между грибами и корнями высших растений. Журн. «Болезни растений», 1907, I, 3—4. — Еленкин А. А. О значении некоторых анатомических особенностей в строении оболочки десмидиевых водорослей рода *Closterium* [illegible]. Изв. Гл. бот. сада, XV, 1915. — Еленкин А. А. Закон подвижного равновесия в сожительствах и сообществах растений. Изв. Гл. бот. сада РСФСР, XX, 2, 1921. — Еленкин А. А. О символическом выражении жизненного угла при подвижном равновесии двух симбионтов. Итоги 25-летней деятельности Инст. споров. раст. Гл. бот. сада, 1923. (Отд. издание.) — Еленкин А. А. О новой группе безжгутиковых эвглен. Бот. матер. Инст. споров. раст., III, 9—11, 1924. — Еленкин А. А. К вопросу об отношении флагеллат к ризоподам. Бот. матер. Инст. споров. раст., III, 11—12, 1924. — Еленкин А. А. Эволюция низших водорослей и теория [illegible]. Бот. матер. Инст. споров. раст., IV, 1—2, 1926. — Еленкин А. А. О принципах классификации лишайников. Журн. Русск. бот. общ., XI, 3—4, 1926. — Еленкин А. А. О теоретических принципах детализации основных рядов комбинативной системы лишайников. Изв. Гл. бот. сада, XXVIII, 3—4, 1929. — Еленкин А. А. Фактические обоснования комбинативной системы лишайников. Журн. Русск. бот. общ., XIV, 2, 1929. — Еленкин А. А. О некоторых теоретических следствиях комбинативного принципа в системе лишайников. Изв. Гл. бот. сада, XXVIII, 5—6, 1929. — Еленкин А. А. О взаимоотношениях генеалогической и комбинативной систем на основе классификации лишайников. Журн. Русск. бот. общ., XIV, 3, (1929) 1930. — Еленкин А. А. Критический реферат работ Л. Гейтлера. Очерки к познанию лишайникового симбиоза, I—V (L. Geitler. Beiträge zur Kenntnis der Flechtensymbiose. I—V. Arch. f. Protistenkunde. LXXX, 3, 1933, pag. 378—409, fig. 1—12; LXXXII, № 1, 1934, pag. 51—85, fig. 1—25, Taf. I). Сов. бот., 1935, № 6, стр. 134—135. — Еленкин А. А. Синезеленые водоросли СССР. Монографии пресноводных [illegible] *Cyanophyceae*, обнаруженных в пределах СССР. Общая часть. Изд. Акад. Наук СССР, 1936, стр. 214—215. — Еленкин А. А. и Данилов А. Н. О культуре *Symploca* [illegible] (Ag.). [illegible] XVII, 1, 1917. — Еленкин А. А и Полянский В. И. Несколько слов о *Scytonema Julianum* (Kütz.) Menegh. и некоторых близких к ней видах. Бот. матер. Инст. споров. раст., I, 12, 1922. — Козо-Полянский Б. М. Симбиогенезис в эволюции растительного мира.

Вестн. опытн. дела, 4, 1921, Воронеж. — Козо-Полянский Б. М. Новый принцип биологии: очерк теории симбиогенезиса. Изд. «Пучина», Л.—М., 1924. — Козо-Полянский Б. М. Диалектика в биологии. Пробный очерк конкретной эволюционной теории и материалистической диалектики. Ростов н/Д. — Краснодар, 1925. — Козо-Полянский Б. М. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. Воронежское обл. изд., 1937. — Косинская Е. К. Монографический очерк видов рода *Scytonema* секции *Petatonema*. Бот. матер. Инст. споров. раст., IV, 5—6, 1926. — Кропоткин. Взаимная помощь как фактор эволюции. — Ландау и Лифшиц. Статистическая физика. 1938. — Ле-Дантек. Живое вещество. 1898. (Русск. перевод.) — Ле-Дантек. Познание и сознание. 1911. (Русск. перевод.) — Ленин. Материализм и эмпириокритицизм. Госиздат. полит. литер., 1939. — Ленин. Философские тетради. Изд. ЦК ВКП(б), 1934. — Мах. Анализ ощущений. 1908 (Русск. перевод.). — Мережковский К. Теория двух плазм как основа симбиогенеза нового учения о происхождении организмов. Казань, 1909. — Млодзеевский. Термодинамика и теория фаз. Госиздат, 1922. — Плеханов. К вопросу о развитии монистического взгляда на историю. 4-е русск. изд. — Полянский В. И. О роде *Succonema* Borzi в связи с вопросом о значении мешковидных стадий развития в систематике синезеленых водорослей. Тр. Бот. инст. Акад. Наук СССР, сер. 2, II, 1934. — Спенсер. Основания биологии. I—II, 1870, СПб. (Русск. перевод.) — Спенсер. Основные начала. 1897. (Русск. перевод.) — Тимирязев К. А. Значение переворота, произведенного в современном естествознании Дарвином. Вступительная статья к «Происхождению видов» Дарвина в русском переводе, 1896, СПб., изд. Поповой. — Тимирязев К. А. Исторический метод в биологии. 1922. — Фаминцын А. и Баранецкий И. К истории развития гонидий и образования зооспор у лишайников. Изв. Акад. Наук, сер. VII, 1867, т. XI, № 9. — Хвольсон О. Д. Курс физики. III, Учение о теплоте. 1905. — Энгельс Ф. Диалектика природы. Партиздат, изд. 6, 1933. — Энгельс Ф. Анти-Дюринг. Партиздат, изд. 6, 1933. — Энгельс Ф. См. Маркс К. и Энгельс Ф., Сочинения, т. XIV, Гос. соц.-эконом. изд., 1931. — История Всесоюзной Коммунистической Партии (б). Краткий курс. Госиздат полит. литер., 1938. — Artari. Über die Entwicklung der grünen Algen unter Ausschluss der Bedingungen der Kohlensäure-Assimilation. Bull. Soc. Natur., 1899, Moscou. — Bernard N. Recherches expérimentales sur les Orchicées. Rev. génér. Botan., XVI, 1906. — Bornet. Recherches sur les gonidies des Lichens. Ann. Sc. natur., 5 sér., Botanique. XVII, XIX, 1873. — Caullery. Le parasitisme et la symbiose. Paris, 1922. — Darwin. The origin of Species. London, J. Murray, 1901. — De-Bary. Die Erscheinung der Symbiose, 1879. — Elenkin. Zur Frage der Theorie des Endosaprophytismus bei Flechten. Bull. d. Natural. de Moscou, 1904, № 2. — Famintzin u. Baranetzky. Zur Entwickelungsgeschichte der Gonidien und Zoosporenbildung der Lichenen. Botan. Zeitung, 1867.—Geitler. Beiträge zur Kenntnis der Flechtensymbiose, I—V. Arch. f. Protistenkunde, 1933, LXXX, № 3; 1934, LXXXII, № 1. — Geoffroy Saint-Hilaire E. Mémoire sur l'influence du monde ambiant pour modifier les formes animales. Paris, 1831. — Geoffroy Saint-Hilaire E. Principes de philosophie zoologique. Paris, 1830. — Krapotkin P. Mutual aid as a factor of evolution. London, 1902. — Lamarck. Philosophie zoologique. I—II. Paris, 1809. — Le-Dantec. La matière vivante. 1898. — Le-Dantec. Science et Conscience. 1908. — Lumière. Le mythe des Symbiotes. Paris, 1919. — Magnus W. Studien an der endotrophen Mycorrhiza. Jahrb. f. wissensch. Bot., XXXV, 1900. — Oltmanns. Morphologie und Biologie der Algen. I—III. 1922—1923. — Pascher. Studien über Symbiosen. I. Über einige Symbiosen von Blaualgen in Einzellern. Jahrb. f. wissensch. Bot., 1929, LXXI, 3. — Pierantoni. Ulteriori osservazioni sulla simbiosi ereditaria degli Omotteri. Zoolog. Anz., 1910, XXXVI. — Pierantoni. Gli organi simbiotici e la luminiscenza batterica dei Cefalopodi. Pubbl. Staz. Zool. Napoli, 1918, II. — Pierantoni. Per una più esatta conoscenza degli organi fotogeni dei Cefalopodi abissali. Archiv. Zoologico, 1920, IX. — Portier. Les symbiotes. Paris, 1918. — Reinke. Morphologische Abhandlungen. Leipzig, 1873. — Reinke. Abhandlungen über Flechten. II. Jahrb. f. wiss. Botan., XXVI, 1894. — Schwendener. Die Algentypen der Flechtengonidien. Basel, 1869. — Spencer. Principles of Biology. London, 1864 (1 ed.); 1898 (revised edit.). — Vant-Hoff. Études de dynamique chimique. Amsterdam, 1884. — Vavilov N. I. The law of Homologous Series in Variation. Journ. of Genetics, 1922, XII, 1.

ГЕРИБЕРТ НИЛЬСОН В БОРЬБЕ С ДАРВИНИЗМОМ

И. В. Палибин

(Ботанический институт Академии Наук СССР)

Девятнадцатое столетие ознаменовалось объединением отдельных областей естествознания в одно целое. На ряду с этим явилась необходимость дать объяснение накопившимся в отдельных областях естествознания фактам, которые привели к выводу об единстве всего живого в пространстве и времени.

Доказательства этому должны были быть представлены в показе возможности превращения одних организмов в другие, им близкие. Идея превращения видов для многих ученых была непонятна и поэтому неприемлема, несмотря на их очевидную общность происхождения. С одной стороны, была несомненна идея единства органического мира, а с другой — казалась несомненной устойчивость видовых форм (Тимирязев,27).

Лишь во второй половине столетия появилась теория, объясняющая целесообразность строения организмов и отсутствие противоречий между внутренним единством органического мира и кажущимся постоянством видов. Эта идея была изложена в книге Дарвина «Происхождение видов»; она вызвала резкий переворот в умах ученых и быстро нашла отражение во всех отраслях естествознания и даже в других отраслях науки. Идея Дарвина встретила одобрение всех мыслящих людей и резкое сопротивление со стороны реакционно настроенных ученых. Реакционеры пытались раздробить это стройное по своей целесообразности учение, разграничив учение об единстве органического мира или вообще эволюционное учение от объяснения, каким образом совершился этот процесс эволюции, что, собственно, составляет главное содержание дарвинизма. Однако эти две стороны эволюционной проблемы неразрывно связаны друг с другом. «Натуралисты, — писал Тимирязев (27), — убедились в существовании эволюции только тогда, когда Дарвин показал, как она осуществляется... Только дарвинизм, устраняющий две главные преграды, препятствующие принятию какого бы то ни было эволюционного учения, только дарвинизм, исходя из одного и того же начала естественного отбора, объясняющий и загадочную целесообразность и кажущуюся разрозненность, обособленность видов и других групп, в первый раз дозволил не только допускать, но и понимать единство и совершенство органического мира в том виде, как мы его наблюдаем» (Тимирязев, 26).

Несмотря на колоссальные достижения дарвинизма в отношении накопления фактов, его подтверждающих, до сих пор буржуазными учеными делаются попытки ослабить значение этой теории.

Хуже всего то, что труд Дарвина вызвал упорную и сознательную клевету, которая посыпалась и продолжает сыпаться до сих пор со стороны неразборчивых на средства противников и тех, которые повторяют эти отзывы с чужого голоса, не давая себе труда проработать произведения великого натуралиста.

Еще до настоящего времени в мировой литературе встречаются отдельные попытки освещать идеи Дарвина в тенденциозной форме и отрицать их значение для современной биологии. К числу таких попыток надо отнести статью Г. Нильсона (Heribert Nilsson, 9) «Der Evolutionsgedenke und die vergangene Pflanzenwelt» (Теория эволюции и растительный мир в прошлом).

Уже не впервые Г. Нильсон выступает против Дарвина. С критикой дарвинизма он неоднократно выступал и прежде. Мы, однако, не будем здесь останавливаться на этих более ранних его работах (см. по этому поводу — Полянский, 25; Керкис, 22), ограничившись разбором последней его статьи, представляющей определенный интерес для советского читателя, как пример того, какими аргументами оперируют современные антидарвинисты, желающие во что бы то ни стало опорочить учение Дарвина. Г. Нильсон указывает, что обоснованная Дарвином теория эволюции нашла себе применение не только в науке, но, по его мнению, теория эволюции открыла новую эпоху свободы мысли и является оружием прогрессивных элементов в социальной борьбе. Это-то больше всего и не нравится Г. Нильсону. На этих — весьма симптоматичных — высказываниях Г. Нильсона мы еще остановимся в дальнейшем. Вообще необходимо отметить, что хотя учение Дарвина и является чисто биологическим учением, попытки перенесения которого в сферу социальных вопросов носят явно выраженный реакционный характер, тем не менее, о т р и ц а н и е буржуазными учеными идеи эволюции в области органической природы имеет определенный политический смысл. Дарвинизм дал нам материалистическую теорию развития органического мира, и этим определяется его значение, несомненно выходящее из рамок одной лишь биологии. И недаром К. Маркс в 1881 г. писал Лассалю: «Очень ценно сочинение Дарвина и годится мне как естественно-научная опора исторической классовой борьбы» (Маркс и Энгельс, 24).

Но вернемся, однако, к разбору статьи Г. Нильсона с биологической точки зрения.

Г. Нильсон, желая обесценить значение теории Дарвина, говорит, что она развилась «сама из себя и основалась на своих практических результатах»; он сравнивает ее с красивым, но непрочно построенным зданием.

Столь реакционное суждение о величайшем достижении современной биологии совершенно не оправдывается никакими данными и обусловливается, главным образом, односторонним знакомством автора с проблемами дарвинизма вообще и успехами, которые дарвинизм имеет в области палеоботаники и систематики растений. В частности, в этих областях накопилось неисчерпаемое количество фактов, доказывающих правильность основных положений дарвиновской теории.

Г. Нильсон, как известно, является видным генетиком. Поэтому в своем «походе» против дарвинизма он в первую очередь пытается использовать данные генетики. Он утверждает, что гены в общем неизменны, в связи с чем мутации не создают ничего нового, т. е., другими словами, он пытается свести на-нет в этой области основы эволюционного процесса. По его мнению, мутации не являются новообразованиями, а лишь проявлением «статической неустойчивости генов». Он считает, что нет никаких доказательств того, что эволюция происходит в настоящее время, или того, что процесс этот протекал раньше. По мнению Г. Нильсона, спекулировать на существовании эволюции можно было лишь до появления в биологии экспериментального метода, с развитием которого рушится миф об эволюционном развитии мира.

Обстоятельная критика этих воззрений Г. Нильсона с генетической точки зрения дана Керкисом (Керкис, 22), почему мы и не будем рассматривать этого вопроса. Но в своей статье 1938 г. Г. Нильсон, не ограничиваясь — в отличие от своих прежних работ — одной лишь генетикой, вдается в чуждую ему область палеоботаники. На этой стороне его аргументации мы здесь в первую очередь и остановимся.

Г. Нильсон прежде всего касается взглядов Гофмейстера, относящихся, как известно, к додарвиновскому периоду истории биологии.

Известная схема гомологии, установленная Гофмейстером в половине прошлого века, представляет собой картину переходов между всеми кормофитными растениями, выявляющуюся при рассмотрении механизма спородотворения и зародышевых стадий, как это можно видеть в серии переходов: мох, папоротник, водяные папоротники, саговики и хвойные (Hofmeister, 5). Давая эту схему,

Г. Нильсон спрашивает, так ли это было на самом деле? И тут же добавляет «мы этого не знаем» (Nilsson, 9).

Если в такой форме Г. Нильсон в 1938 г. ставит вопрос о современном значении теории, опубликованной в 1851 г., то, очевидно, ему незнаком весь тот путь развития идей эволюции растительного мира, который прошел с того времени. Поскольку автор определенно сомневается в своем незнании основ современной морфологии и палеоботаники, ответим ему на это, сославшись хотя бы на исследования одного из наиболее авторитетных палеоботаников — D. H. Scott, который весьма подробно рассмотрел историю кормофитов в истории растительности прошлых эпох. Несомненно, что дыхательные и проводящие мхи являются гораздо более простыми растениями, чем папоротники и их родичи. У мхов, напр., нет сосудистой системы, хотя некоторые из них имеют проводящие ткани, отчасти выполняющие эти назначения. Среди печеночных мхов, в особенности, встречаются очень простые растения, которые можно сравнить с зарослями папоротников. Когда из двух родственных групп организмов одна оказывается значительно проще другой, всегда можно предполагать, что простая группа явилась родоначальником более сложной. Поэтому многие ботаники допускали, как указывает Scott, что или *Bryophyta* были действительными предками папоротников, или же последние, по крайней мере, повторили их историей своего развития. Отсюда создалась теория о том, что спорофит мха (мох-коробочка) является более древним типом бесполого поколения в сравнении со спорофитом папоротника (папоротником-растением), и пришлось употребить много усилий для того, чтобы представить себе, как высокоорганизованные сосудистые тайнобрачные могли получиться путем усложнения из спорофита, подобного спорофиту *Bryophyta*. Это вызвало огромное количество очень ценных исследований, чем названная гипотеза бесспорно и сыграла положительную роль в науке (Scott, 13). Между тем старейшие из известных сосудистых споровых растений не обнаруживают ни малейшего приближения к спорогонию *Bryophyta*. Вообще нет никаких доказательств большой древности типа *Bryophyta*. С другой стороны, ни среди живущих, ни среди вымерших растений никогда не было найдено указаний на существование растения, промежуточного по строению между растением сосудисто-споровых типа и растением *Bryophyta* (Scott, 14).

Г. Нильсон пытается отыскать мхи в образованиях, известных под именем угольных шаров (Coal balls), находимых в продуктивном ярусе каменноугольной системы, но поиски эти приводят его к отрицательным результатам и к заключению, что мхи, которые признавались раньше весьма древними растениями, появляются в истории растительного мира очень поздно.

«Папоротники, — говорит Г. Нильсон, — конечно, являются более древними. Каменноугольную систему называют эпохой папоротников: значит, они являются весьма древними» (H. Nilsson, 9).

Однако тут приходится отметить смешение понятий. Растение, которое было известно Гофмейстеру под именем папоротника, является совершенно иным организмом, чем то, о котором говорит Г. Нильсон. Интересующие его семянные растения палеозойского времени, имевшие папоротникообразную листву и известные под именем папоротникосемянных (*Pteridospermae*), относятся к совершенно иной линии развития растительного мира.

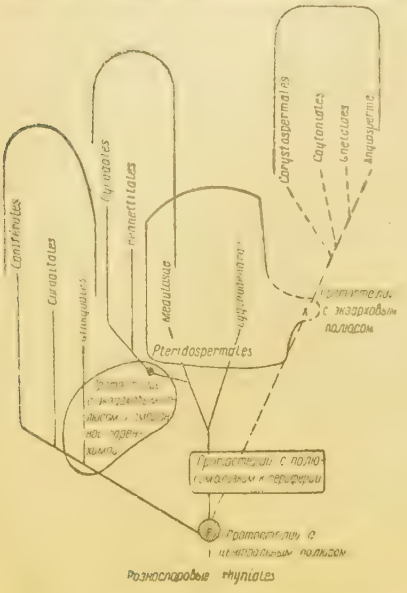
Г. Нильсона особенно интересуют семена *Pteridospermae*; он отмечает, что их семена почти такие же, как и у голосеменных, и тут же ставит вопрос: «но ведь такие растения должны были бы завершить развитие? . . Семянные растения — наивысшая форма в развитии кормофитов, которую мы должны были бы ожидать в более поздних периодах, оказывается представленной уже в карбоне вполне развитой». «Следовательно, — говорит Г. Нильсон, — растительный мир самых ранних эпох включал в себе семянные растения. Наши теперешние папоротники могли бы быть, конечно, предками семянных растений, однако последние появляются одновременно с папоротниками уже в палеозое» (H. Nilsson, 9).

Прежде всего мы должны отметить, что результаты исследования истории развития ископаемых растений в настоящее время совершенно не допускают

построений, по которым папоротники могли рассматриваться как предки семянных растений.

Современная палеоботаника, обоснованная на данных сравнительной анатомии и морфологии, пришла к установлению ряда больших групп сосудистых растений, имеющих большую древность и стоящих на различных стадиях развития. Эти группы, как указывает Scott, настолько различны по своим характерным чертам, что взаимное их сродство является совершенно гипотетическим (Scott, 13).

Исходя из этого положения, было установлено, что папоротникообразные (*Filicales*) и семянные растения (*Spermophytales*) являются совершенно обособленными ветвями растительного мира и не могут произойти одна от другой.



Фиг. 1. Генеалогическое дерево семянных растений. (По P. Bertrand et P. Corsin «Phylogénie des végétaux vasculaires», 1938).

Scott, (13) и позднее P. Bertrand (1), как известно, признают четыре больших, независимых друг от друга, группы сосудистых растений, происшедших от девонских *Rhyniales* через *Psilophytales* и существующих доныне; эти группы следующие:

1) *Lycopodiales*,
2) *Equisetales*,
3) *Filicales*,
4) *Spermophytales*.

Из последней группы возникли все семянные растения через *Pteridospermales* и близкие им линии развития. К группе *Spermophytales* относятся одиннадцать основных порядков семянных растений, современных и ископаемых. Их взаимоотношения P. Bertrand представляет в следующей проводимой нами генеалогической схеме (фиг. 1).

Взаимоотношения главных групп современных и ископаемых сосудистых растений до сих пор недостаточно еще выяснены в анатомическом и морфологическом отношениях. Сравнение с ними ныне живущих форм не всегда дает уверенность в близости форм современных к ископаемым. Как пример можно указать, что сравнительно-морфологические исследования Гофмейстера дают основание к допущению предположения, что хвойные растения (*Coniferales*) произошли от высших споровых растений. Скотт определенно высказывается против этого взгляда. Он полагает, что они не произошли ни от одного из ныне существующих споровых растений и даже, по всей вероятности, ни от одного растения, близко их напоминающего (Scott, 14).

Сравнительно морфологические исследования основных порядков *Spermophytales* еще недостаточны, но то, что мы знаем, представляет несомненный филогенетический интерес. Недавно удалось установить, что семянные растения, происходящие от *Rhyniales*, в процессе эволюции изменили свою первоначальную анатомическую конструкцию, утратив центральное положение протостеля, который в более современных группах (как видно на схеме Бертрана) перестал быть центральным, постепенно переместился ближе к периферии и затем стал экзарховым. Другие глубокие изменения анатомического строения, происшедшие в процессе развития группы семянных растений, недостаточно выяснены и подлежат дальнейшему уточнению.

При рассмотрении пути эволюции *Spermophytales* палеозойского времени необходимо учитывать, что существенным является не только одно лишь наличие

или отсутствие семян. Нужно рассмотреть организацию их полового процесса в целом, в различных стадиях эволюционного развития. В древних *Spermophytales* он представляет много особенностей по сравнению с современными растениями.

Для выяснения условий возникновения зародыша, который отсутствовал в семенах древних *Pteridospermales* и появился лишь позднее, семена ископаемых растений должны быть подвергнуты сравнительно-морфологическому и анатомическому исследованиям и сопоставлены с современными. Проблема возникновения зародыша у *Spermophytales* и условия его развития весьма важны для уяснения их эволюции. При кажущемся внешнем сходстве семян этих типов их во всяком случае нельзя считать идентичными.

Исследования Oliver и Scott относительно строения полового аппарата у *Pteridospermales* (*Lyginopteris*) показывают, что наиболее характерной особенностью строения этой группы является устройство женского полового аппарата, приспособленного к оплодотворению плавающими сперматозоидами; аппарат этот отличается большей сложностью, чем это мы видим у современных *Cycadales*. Пыльцевая камера в этом аппарате находилась посредине и возвышалась в виде колонки, образованной частью нуцеллюса; отверстие ее слегка высовывается из микропиля, так что пыльца вместо того, чтобы проходить через микропиль, попадает прямо в пыльцевую камеру. Семенной покров был снабжен некоторым количеством сосудов и обладал сложной системой водных резервуаров в верхней своей части, необходимых для оплодотворения при помощи плавающих сперматозоидов (Scott, 14).

Если женский аппарат у *Pteridospermales* был высоко организован, то мужской отличался исключительной примитивностью. Мужское плодоношение было представлено маленькими овальными дисками, несущими на нижней своей поверхности 6—7 двукамерных пыльцевых мешечков веретенообразной формы, заключающих пыльцу. Каждое пыльцевое зерно состояло из группы клеток, отделенных одна от другой тонкими стенками, которые, лопаясь, давали выход активным сперматозоидам.

Пыльца палеозойских *Pteridospermales* имела совершенно иную природу, чем пыльца современных растений. Можно вспомнить слова проф. Nägeli, который по поводу изучения особенностей пыльцы указывал, что для понимания вещей необходимо знать не только начало, но и конец явлений (Nägeli, 7). Мало знать об ее существовании, надо знать, какова была пыльца и в какие времена какую имела природу. Исследования Wodehouse недавно осветили вопрос о путях эволюции пыльцы и ее морфологических особенностях в различных группах растений (Wodehouse, 17).

По данным этого автора, пыльца у более примитивных форм имела простую кругловатую форму; плазматическое ее содержимое было заключено в двойную оболочку: наружную — защитную и внутреннюю — легко разрушимую. Зерна такой пыльцы были весьма сходны со спорами папоротников. Kidston показал, напр., что пыльцевые зерна у палеозойской *Crossotheca* напоминают споры папоротника (Kidston, 6).

Близкую, но более совершенную структуру имели пыльцевые зерна у *Cordaitales*, *Cycadales* и, вероятно, у *Bennettitales*; перечисленные группы характеризовались оплодотворением при помощи подвижных сперматозоидов, однако пыльцевые трубки у них отсутствовали, что подтверждается новейшими исследованиями Florin (1936), детально осветившего вопрос о строении пыльцевых зерен у *Pteridospermales*[1] (Florin, 4).

Дальнейшую стадию развития мужского полового аппарата можно видеть у *Ginkgoales* и *Cycadales*, где образуется пыльцевая трубка, заключающая подвижные спермии, но самые растения сохраняют общие черты сходства со своими

[1] Указание Renault, 10), на существование пыльцевых трубок у палеозойского саговникосемянного растения *Stephanospermum*, по исследованию Florin, не получило подтверждения, вообще отрицающего существование пыльцевых трубок у палеозойских семянных растений.

палеозойскими родичами. Интересно отметить, что некоторые типы *Magnoliaceae* имеют пыльцу, сходную с пыльцой *Bennettitales* и *Cycadales*.

В течение мелового и кайнозойского времени у всех покрытосеменных выработалось огромное разнообразие в форме, строении и скульптуре пыльцевых зерен, совершенно не позволяющее делать заключения об их примитивности, о том, что они остаются такими, какими были в начале. Напротив, черты творческой эволюции здесь выразились с исключительной очевидностью. Wodehouse показал, что наиболее высокую организацию строения пыльцевых зерен среди двудольных дают такие высоко организованные семейства, как *Leguminosae*, *Compositae*, *Hamamelidaceae*, *Rosaceae*, *Polygonaceae*, *Aquifoliaceae* и ряд других, у которых наружная оболочка (экзина) пыльцы отличается замечательной красотой строения и орнаментации (Wodehouse, 16).

Таким образом исследования над строением пыльцы дают ценный материал для уточнения путей эволюции у *Spermophytales* с палеозоя до нашего времени.

Переходя к рассмотрению идей Г. Нильсона о природе растительности мезозоя и кайнозоя, приходится отметить, что автор, располагая для этой цели лишь элементарными сведениями из области палеоботаники, легко подходит к решению ряда коренных проблем этой науки и делает выводы, не подтверждающиеся фактическими данными. Неудивительно, что у него накапливаются противоречия и возникают вопросы. Г. Нильсон, например, спрашивает: 1) когда появилась наша современная растительность; 2) кто был предком *Angiosperm*'ов.

Г. Нильсон сам ставит вопрос и дает себе ответы, которые признает почему-то вполне точными. На первый вопрос Г. Нильсон отвечает, что ангиоспермы появились в верхних слоях нижнего мела.

Это совершенно неправильно: ангиоспермы существовали и в нижнем мелу и много древнее, как это видно из дальнейшего изложения.

Если Г. Нильсон утверждает, что ангиоспермы появились только в верхних слоях нижнего мела, то он упускает из виду, что североамериканская самая нижнемеловая флора из Виргинии, известная под названием формации бассейна р. Потомак, изученная Fontaine и Berry, заключает обильный состав покрытосеменных растений, число которых достигает 30 видов, если не считать ряда других форм, близких к покрытосеменным, но пока не вполне выясненных в отношении родства с последними (Berry, 3).

Особый интерес представляет флора покрытосеменных Гренландии, имеющая нижнемеловой возраст и внешность, близкую к современной. По мнению Seward, по-видимому, совершенно правильно заключение, что ни в одной части света обычные типы покрытосеменных не сохранились в таких древних отложениях, как в Гренландии. Давая ландшафт этой флоры в своем труде, Seward изображает деревья с большими округленными листьями, напоминающими *Menispermaceae*, свойственные тропическим и теплоумеренным странам; там же он изображает ветви цветущих *Cinnamomum* и *Laurus*, принадлежащие к семейству лавровых. Здесь же приводится типичное растение *Dalbergia* из семейства мотыльковых; затем мы видим здесь ветвь магнолии с цветами и крупными листьями и, наконец, *Artocarpus*, представленный в виде листьев; словом, мы имеем здесь яркую картину широкого развития ангиоспермов, несомненно давно уже существовавших в этих областях (Seward, 16).

А. Н. Криштофович, касаясь вопроса о древних меловых флорах Дальнего Востока, указывает на открытие им *Aralia lucifera*, обитавшей в районе Сучана в нормальной (меловой) обстановке; он же упоминает, что на р. Колыме в меловых слоях им открыто другое двудольное растение, того же типа, в окружении обычных элементов юрской флоры. В меловое время Арктика, по мнению этого автора, была очагом, где возникла и окрепла флора покрытосеменных, прежде чем она могла выступить в победный поход для завоевания мира (Криштофович, 23).

Переходя к вопросу о существовании покрытосеменных в более древних отложениях, чем меловые, необходимо отметить мнение Seward, который по

этому вопросу говорит следующее: «Юрская растительность существенно отличалась от современной совершенным отсутствием растений, которые можно признать за членов теперь доминирующего класса покрытосеменных, до него необходимо прибавить, что в настоящее время накопляется все больше и больше доказательств в пользу того взгляда, что покрытосеменные начали играть уже тогда определенную, хотя и скромную роль в мировой растительности» (Seward, 16).

Из числа других покрытосеменных необходимо упомянуть о растениях из группы кейтониевых (*Caytoniales*), остатки которых находим в юрских и верхнетриасовых отложениях всего земного шара.[1] Таким образом, говорит Seward, мы имеем доказательства, что в рэтском веке и юрском периоде существовали растения, носившие семена в замкнутых плодолистиках, т. е. что эти растения имели уже органы, свойственные покрытосеменным (Seward, 16).

Судя по диаграмме, которую дает указанный автор в своем труде, он склонен признавать существование ангиоспермов еще в верхнем триасе.

Основанием к такому допущению, между прочим, может служить открытие, сделанное Sahni в Индии, в отложениях Rajmahal Hills, древесин покрытосеменных растений, лишенных сосудов, которые им были описаны под названием *Homoxylon* (Sahni, 11, 12). Эта находка датируется триасовым временем. По исследованиям А. В. Ярмоленко, сравнительно недавно такие древесины были найдены в нижнемеловых отложениях восточного склона Урала и, затем, в южном Казахстане, в отложениях базального конгломерата, на границе юры и триаса. По своему анатомическому строению эти древесины, с одной стороны, близки *Magnoliaceae*, а с другой — *Bennettitales* (Ярмоленко, 28).

Таким образом приблизительно уже очерчиваются древность появления ангиоспермов и их отношение к родственным группам.

Флора мелового периода, по Г. Нильсону, была более богатой, но не менее примитивной, чем флора современная.

Это утверждение лишено реальных основ. Никогда до сих пор еще растительный мир земного шара не был столь богат в отношении разнообразия форм растений и в отношении их колоритности. Стоит просмотреть атласы меловых растений, чтобы убедиться, что эти растения ничего общего не имели с тем разнообразием растительных форм, которые мы ныне наблюдаем особенно в области тропиков. Следует отметить, что самой богатой из известных нам меловых флор является флора Чехии, описанная Velenovsky и Viniklar (19), эта флора определяется всего в 400 видов, тогда как современная флора этой страны насчитывает в своем составе до 2500 видов сосудистых растений.

Переходя ко второму вопросу — кто был предком ангиоспермов — Г. Нильсон берется на него ответить, но с оговоркой, что, мол, никто охотно не даст прямого, «откровенного» (?) ответа на это и тут же разъясняет: «предки ангиоспермов нам неизвестны». Мы же можем дать прямой и «откровенный» ответ, что предками ангиоспермов, несомненно, были растения, близкие к бennettитам; при этом мы исходим из того положения, что хотя женский половой аппарат *Bennettitales* довольно сильно отличается от такового же у ангиоспермов по своему строению, не считается признанным, что мужской половой аппарат имеет сходство в обеих группах.

Теория происхождения ангиоспермов от растений бennettитового типа, предложенная Arber и Parkin, была встречена в свое время сочувственно Hallier и Scott, а также нашла себе подтверждение позднее в работах Wieland по изучению юрских *Williamsonia* из Мексики (Williamsonia из El Consuelo series), у которых мужской аппарат был весьма схож с проблематичным цветком Arber

[1] Ценное соображение относительно древности покрытосеменных растений дает Seward в следующей фразе: «Возможно, что почти полное отсутствие ископаемых листьев покрытосеменных среди юрских и более древних слоев мезозоя объясняется только их несохранением в эти эпохи, так как не было благоприятных условий для их консервации» (Seward, 16).

и Parkin, которые рассматривали этот цветок как предполагаемую промежуточную стадию между беннеттитовыми и магнолиевыми (*Bennettitales* и *Magnoliaceae*) (Wieland, 15). Позднейшие исследования в работах Nathorst H. H. Thomas относительно юрских *Wielandiella* полностью подтвердили указанные генетические отношения (Seward, 16).

Относительно нашей современной флоры Г. Нильсон высказывается, что она является менее многообразной и менее изменчивой, чем древнетретичная. Несомненно что автор имеет в виду флору эоцена, очень мало напоминающую флору современную, которая, в силу исторических причин, совершенно не сходна с древнетретичной флорой. Различие между флорами Г. Нильсон объясняет возникновением селекции (естественного отбора?). Хотя автор рассуждает об отдельных флорах, но, видимо, вопрос истории развития флор и влияния на этот процесс физических факторов совершенно не интересовали автора и вообще ему незнакомы.

В результате автор сознается, что его попытка найти в палеонтологии подтверждение эволюционного процесса для него оказалась совершенно неудачной, с чем нельзя не согласиться. Современная палеонтология и, в частности, палеоботаника дают богатейший материал, обосновывающий эволюционное учение. Но для того чтобы видеть это, надо в первую очередь знать этот материал. Но как раз этого-то явно и недостает нашему автору. Он ищет выхода из положения и находит только один путь, одно, по его мнению, разумное и вероятное объяснение, что в домеловой период не существовало покрытосеменных растений. Однако данные палеоботаники и тут, как нами уже было указано, дают на это отрицательный ответ.

«С точки зрения теории эволюции, — говорит Г. Нильсон, — необъяснимо наступление крупных эпох в истории земной растительности в различные геологические времена; они стоят без промежуточных звеньев, с внезапным огромным разнообразием форм; один тип растительности стоит изолированно от другого, и мы не находим для каждого из них никаких предков. Эта последовательность без эволюции через промежуточные ступени возникает как tabula rasa и напоминает теорию Кювье о возникновении органического мира».

Такой порядок вещей, каким его представляет Г. Нильсон, существует лишь в его воображении, но не имеет под собой никаких оснований.

Напротив Seward очень определенно отмечает устойчивость прогрессивного и регрессивного развития растений, которые он определяет в следующих выражениях: «Если бы мы могли созерцать флоры Европы и Сев. Америки, как они приходили и уходили с начала девонского периода, мы могли бы заметить группы растений, получавшие преобладание, а затем быстро уменьшающиеся, уходившие и исчезавшие. Мы видели бы, как их место занимается новыми и более мощными группами, которые в свою очередь получают подчиненное положение, в то время как на сцену выступают другие формы» (Seward, 16).

«Растительный мир мы видим в перспективе, через длинную аллею. Геологические времена могут быть графически представлены как серия кривых, медленно поднимавшихся к вершине и быстро опускавшихся, причем каждая кривая обозначает увеличение значения и последующий упадок какого-либо класса или группы растений. Существует только немного типов, которые сравнительно не потерпели ущерба в течение веков, и изменившуюся обстановку и историю их можно представить прямой линией, простирающейся от палеозойской эры до настоящих дней». Свою идею устойчивости развития растений и замены одних растений другими Seward выразил в своем труде на приводимой нами схеме (фиг. 2) настолько ясно, насколько возможно в данное время проследить пути эволюции различных групп ископаемых растений (Seward, 16).

Теория Кювье, на которую ссылается Г. Нильсон, давно отвергнута наукой и представляет лишь исторический интерес. По словам Ф. Энгельса, «эта теория о претерпеваемых землей революциях» была революционна на словах и реакционна на деле. На место акта божественного творения она поставила целый ряд подобных творческих актов и сделала из чуда существенный рычаг при-

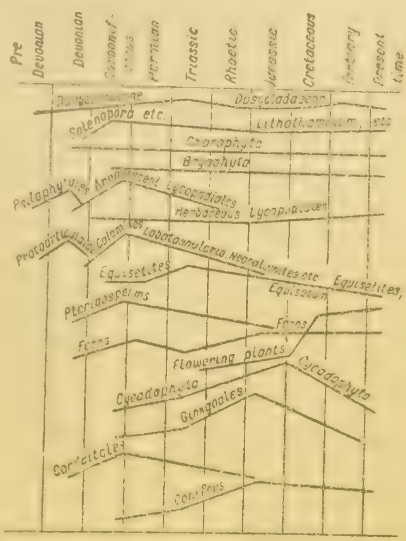
роды.[1] «Лишь Ляйелль внес, — говорит Ф. Энгельс, — здравый смысл в геологию, заменив внезапные, вызванные капризом творца, революции постепенными действиями медленного преобразования земли» (Ф. Энгельс, 23).

По поводу эволюционной теории Дарвина Г. Нильсон говорит: «Мы ничего не выиграем, если будем придерживаться теории, которая не согласуется с огромным материалом, полученным в нашем столетии в области образования видов. Мы не уйдем далеко, идя по пути Ламарка, Дарвина или де Фриза. Путь, которым нам надо идти, чтобы получить полную картину образования видов, намечен Линнеем, Кювье и Менделем».

Но, очевидно, и эти теории, несмотря на их отсталость, все же не удовлетворяют автора, так как в конце статьи он высказывает мысль, что наша флора «возникла вдруг и включила в себя как высшие, так и низшие виды» (H. Nilsson, 9).

Если Г. Нильсон допускает, что флора могла возникнуть вдруг, то из этого можно сделать лишь один вывод, что он является сторонником библейского объяснения происхождения мира.

«В вопросах биологических наук мы должны, — говорит Г. Нильсон, — основываться на точных данных». Едва ли кто-нибудь станет оспаривать это положение, но сам Г. Нильсон, к сожалению, как мы видели, не стоит на столь надежных основах. Поставленная им задача — оспаривать идею эволюции в условиях современных достижений биологических наук — дело безнадежное, а тем более, если для этого автор располагает частью сильно устаревшим, частью плохо проработанным материалом. Такая попытка только выводит автора на ложный путь и запутывает в противоречиях, из которых он тщетно ищет выхода, попадая на старые и давно забытые пути к теориям, признанным наукой несостоятельными.



Фиг. 2. Диаграмма, показывающая значение во времени некоторых вымерших и ныне живущих групп и семейств растений в прошлом на основании палеоботанических доказательств. (По A. Seward. «Plant life through the ages». Cambridge, 1933.)

Не может быть сомнения в том, что подобные, ни на чем серьезном не основанные выступления против эволюционной теории не имеют никакого реального значения. Более того, они выясняют всю тщетность попыток оспаривать идею эволюционного учения, находящую каждый день все новые и новые факты, укрепляющие значение великой идеи Ч. Дарвина.

Но не может быть сомнения и в том, что такие попытки далеко не случайны. Среди современных антидарвинистов Г. Нильсон является одним из наиболее «крайних». Он, как мы видели, выступает не только против дарвиновского учения об естественном отборе, но и против эволюционной идеи в биологии в целом. Но именно поэтому он с большой «откровенностью» вскрывает самую суть своих позиций, лежащую далеко за пределами биологии. Мы уже указывали, что Г. Нильсон на первой же странице своей статьи связывает проблему биологиче-

---

[1] «Такие крупнейшие процессы, как отложение осадков и денудация, образование гор и депрессий, — говорит Шатский, — объяснялись до Ляйелля быстрыми, внезапными катастрофами, [illegible] времени; [illegible], достоверность которого не вызывала сомнений среди широких кругов геологов того времени, эти все явления Ляйелль свел к сумме небольших, едва заметных для человеческого глаза изменений, совершавшихся в течение долгих промежутков геологического времени» (Шатский, 21).

ской эволюции с социальными вопросами. В своей другой, более ранней, работе 1935 г., доказывая, что нет эволюции в сфере биологической, Г. Нильсон бросает знаменательную фразу: «. . .и жгучая социальная проблема будущего несомненно будет больше касаться стабилизации, чем эволюции» (H. Nilsson, 8). Едва ли к этому нужны какие-либо комментарии. Доказать во что бы то ни стало отсутствие эволюционного процесса в органической природе, не останавливаясь при этом перед откровенным призывом к возврату на позиции, на которых наука стояла в XVIII и в начале XIX вв., скомпрометировав эволюционную идею в биологии, провозгласить, что и в области социальной нет развития, а есть незыблемость капитализма, — вот, что ясно вытекает из всей концепции Г. Нильсона, явно чуждой нашей идеологии.

ЛИТЕРАТУРА

1. Bertrand P. Isolement précoce de tous les grands groupes de végétaux vasculaires. Bull. soc. bot. de France, t. 84, 1937, fasc. 9—10, pp. 713—720, Paris. — 2. Bertrand P. et Corsin P. Phylogénie des végétaux vasculaires. Bull. Soc. bot. de France, t. 85, fasc. 5—6, 1938, Paris. — 3. Clark W. B., Bibbins A. B. a. Berry E. W. The lower cretaceous Deposits of Maryland. Maryland Geol. Survey. Lower cretaceous, Baltimore, 1911. — 4. Florin R. On the morphology of the Pollen-grains in some paleozoic Pteridosperms. Svensk Botanisk Tidskrift. Bd. 31, H. 3, pp. 305—338, Stockholm, 1936. — 5. Hofmeister W. Vergleichende Untersuchungen, 1851. — 6. Kidston R. On the microsporangia of the Pteridosperms. Phil. Trans. Roy. Soc., London, B. 198, pp. 413—445, 1906. — 7. Nägeli K. Zur Entwickelungsgeschichte des Pollens bei den Phanerogamen, Zürich, 1842. — 8. Nilsson Heribert. The Problem of the Origin of Species since Darwin. Hereditas, B. XX, H. 1—2, 1935. — 9. Nilsson Heribert. Der Evolutionsgedanke und die vergangene Pflanzenwelt. Hereditas, B. XXIV, H. 3, 1938, S. 377—385. — 10. Renault B. Sur quelques pollens fossiles, prothalles mâles, tubes polliniques etc. du terrain houiller C. R. Ac. Sci., Paris, 1902. — 11. Sahni B. Homoxylon rajmahalense gen. et sp. nov. A fossil angiospermous wood devoid of vessels from Rajmahal Hills, Behar. Palaeontol. indica, vol. XX, Mem. № 2, Calcutta, 1932. — 12. Sahni B. Recent Advances in Indian Paleobotany. Lucknow, 1938. — 13. Scott D. H. Studies in fossil Botany, ed. E., vol. II, London, 1923. — 14. Scott D. H. The evolution of plants. London and New-York, 1919. Русский перевод: Д. Скотт. Эволюция растительного мира. Под ред. Л. М. Кеневича, М., 1927. — 15. Wieland G. R. The El Consuelo Cycadoids. Bot. Gaz., 81, 1926 — 16. Seward A. C. Plant life through the ages, Cambridge, 1933. Русский перевод: Века и растения, обзор растительности прошлых геологических периодов. Перевод под ред. проф. А. Н. Криштофовича, Лгр., 1936. — 17. Wodehouse R. P. Pollen grains. First Edition. New York and London, 1935. — 18. Wodehouse R. P. Evolution of Pollengrains. The Botanical Review, vol. 2, № 2, 1936. — 19. Velenovsky J. et Vinicklar L. Flora cretacea Bohemiae. I—IV. Pragi, 1926—1931. — 19. Zimmermann N. W. Die Phylogenie der Pflanzen. Jena, 1930. — 21. Дарвин Ч. Сочинения, т. 2. Геологические работы. Под ред. проф. Н. С. Шатского. М.—Л., 1936. — 22. Керкис Ю. Я. Новейшая попытка использовать генетику растений в дарвинизма. (Герберт Нильсон.) Против враждебных теорий. Успехи советской биологии, т. IX, вып. 1, М., 1938. — 23. Криштофович А. Н. Критические замечания в книге Сьюорда «Века и растения». Л.—М., 1936. — 24. Маркс К. и Энгельс Ф. Письма. Гос. соц.-эконом. изд., 1931. — 25. Полянский В. И. К вопросу о роли генетики в систематике растений. Сов. бот., № 2, 1936. — 26. Тимирязев К. А. Значение переворота, произведенного в современном естествознании Дарвином (Ч. Дарвин. Происхождение видов. Сельхозгиз, 1937). под ред. Н. И. Вавилова и В. Л. Комарова. М. Л. 1937. — 27. Тимирязев К. А. Чарльз Дарвин и его учение. Москва, 1937. — 28. Энгельс Ф. Диалектика природы. изд. 3, Москва, 1933. — 29. Ярмоленко А. В. О лишенных сосудов покрытосемянных деревесинах из мезозоя Союза ССР. Сов. бот., 1939, № 6/7.

ОБ АНТИДАРВИНИСТИЧЕСКИХ ТЕНДЕНЦИЯХ В СОВРЕМЕННОЙ СИСТЕМАТИКЕ ВЫСШИХ БАЗИДИАЛЬНЫХ ГРИБОВ

Р. Зингер

(Ботанический институт Академии Наук СССР)

В современной микологии, поскольку она занимается теоретическими вопросами, можно отметить несколько направлений, которые все резче выделяются, особенно в последние годы. В микологии, как и вообще в биологии, оформляется направление последовательных эволюционистов, которые видят задачу последарвиновской систематики в том, чтобы исследовать, какими эволюционными путями грибы достигли своего современного разнообразия форм, цитологических типов и биологических отношений между собой и с другими группами растений и каковы специфические причины того или иного направления в развитии. Наряду с этой постановкой вопроса идет размещение систематических единиц в таксономии, которая поэтому должна не только служить удобству определения индивидуумов, но и отражать реальную историческую действительность.

В задачи данной статьи не входит перечисление недостатков, которые имеются в работах наиболее передовых заграничных микологов; эти недостатки отчасти являются неизбежными из-за недостатка фактического материала (особенно это относится к систематическим выводам на основании цитологических данных), а большей частью недостатки могут быть объяснены традицией; именно во Франции — классической стране по изучению высших грибов — многие микологи еще не могут полностью освободиться от остатков механистического мировоззрения, и это часто выражается в переоценке непрерывности в видообразовании, а также в переоценке количественных различий.

В этой первой группе микологов мы находим таких авторов, как Р. Мэр, Р. Эйм, Э. Фишер, Г. Ловаг, В. Нейхофф, Г. Маленсон, Ванденрис, Гейман и др. К ней же принадлежит и Р. Кюнер, хотя в его последней работе (Le Genre Mycena) мы находим следующее место: «Действительно бесполезно долго дискуссировать о филогении *Agaricales*, потому что при отсутствии документов палеонтологического порядка мнения, которые мы высказываем, навсегда осуждены сохранить свой гипотетический характер» (стр. 153). Эта фраза, с которой мы не можем согласиться, оказывается совершенно неожиданной после длинного рассуждения о родственных отношениях р. *Mycena*, причем Кюнер оставляет свою прежнюю точку зрения (1926; выведение *Mycena* от *Hygrophoraceae*) и явно под влиянием работ автора[1] считает вероятным, что источник рода *Mycena* «следует искать также, и особенно, у более низко стоящих форм, близких к *Collybia* и, особенно, к *Omphalia*». Вся разносторонняя систематическая работа Кюнера доказывает, что этот автор не стоит на базе агностицизма. Гипотезы, созданные на основе морфологических сходств, могут быть проконтролированы не только данными палеонтологии, но также данными фитогеографии, фитоценологии, цитологии, химии (а, возможно, также серологии) и заключениями, которые можно сделать, как учит нас опыт, в полном соответствии с теорией Дарвина, из характера низших систематических единиц в каждой группе, из изменчивости видов и т. д. Верно, что у высших базидиальных грибов палеон-

[1] R. Singer. Das System der Agaricales. Ann. Myc., 1936.

тология еще не играет никакой роли при разрешении филогенетических проблем; но нельзя утверждать a priori, что накопление палеонтологических данных не восполнит этого пробела в будущем; стоит только подумать о спорах, которые, подобно пыльце, могут сохраниться в болотах, об окаменелых остатках грибов, растущих на древесине, и т. д. Но несомненно, что одна палеонтология не обеспечит перестройки систематики. С другой стороны, грибы, в качестве паразитов, симбионтов или сапрофитов, так тесно связаны биологически с остальным растительным миром, что нетрудно широко использовать эти биологические данные для систематики грибов, и это уже выполнялось успешно урединистами. Этот метод был недавно перенесен также и в область *Agaricales*.[1] Все это хорошо известно Кюнеру, являющемуся одним из наиболее разносторонних микологов Франции, и его вышецитированную фразу приходится рассматривать скорее как неудачную формулировку, а не как принципиальную установку.

В противоречии с первой группой микологов находятся еще и теперь относительно немногочисленные представители второй и третьей групп. Ко второй группе мы причисляем тех авторов, которые оперируют построениями и терминами дарвинистическими или, по крайней мере, эволюционными, но при этом приходят к недостаточно обоснованным теоретически, прямо детским гипотезам, которые действуют отпугивающе и дискредитируют филогенетическую систематику. Германский специалист по *Russula* Ю. Шеффер построил для видов *Russula* родословное дерево, в котором указано место для всех известных ему (исключительно современных) видов, и при этом, вследствие необычайного схематизма, дерево построено странно симметрично. Это один из «характерных документов данной категории микологов».

Третья группа использует неудачи второй, а при случае — и ошибки первой (мы еще вернемся к этому) для отрицания вообще всякой эволюции, а поскольку она ее признает, старается отдалить ее от области систематики. Истинная причина появления антиэволюционистских настроений и выпадов лежит, несомненно, гораздо глубже. Она теснейшим образом связана с наступлением реакции на идеологическом фронте. Советская наука, а вместе с нею и наиболее передовые представители буржуазной науки все время подчеркивают, что антидарвинизм (и аналогичные ему течения в небиологических науках) нельзя свести к «объективным», «нетенденциозным», случайным различиям в точках зрения «свободных» буржуазных ученых, но что они имеют реакционный антинаучный характер; едва ли можно найти более подходящее подтверждение этого положения, чем «Методы описательной микологии» Е. Н. Жильбера. Автор этой книги не ограничивается тем, что, на ряду с перечислением описательных данных, на которые следует главным образом обращать внимание у высших грибов, и некоторых обычно допускаемых французскими авторами лингвистических погрешностей, он подробно рассматривает «основы естествознания», но в многочисленных примечаниях он делает заключения, касаясь общественно-политической области, причем он mutatis mutandis приходит к выводу, что теоретиков прогрессивных партий (у Жильбера «прогрессивных» в кавычках), которые хотят вести управление на основе принципов, обоснованных научными теориями, и в соответствующем направлении воспитывает молодежь,[2] было бы лучше всего заключить в дома сумасшедших.[3] Жильбер при перечислении описа-

[1] R. Singer. Notes sur quelques Basidiomycètes. IV Série: Rev. d. Mycologie. 1938, III.

[2] C'est chose grave pour la science de déformer ainsi l'esprit de la jeunesse, au lieu de lui enseigner l'indépendance du jugement... Je ne parle pas des pays où l'ordre est de déformer systématiquement l'esprit de la jeunesse, y compris même dans le domaine scientifique. Quelque soit le sens de la déformation imprimée, la raison indique que ces pays en recevront des choses en retour aussi terribles qu'imprevisibles. Il serait néfaste pour l'esprit humain, et par voie de conséquence pour la civilisation, que l'enseignement fût uniformisé et étroitement dirigé (стр. 53).

[3] «Les hypothèses sont la substance même des doctrines politiques. Or ces doctrines et leurs adeptes en arrivent à excuser et même à glorifier le plus monstrueux de tous les crimes, le crime politique Ces doctrinaires «progressistes», dans leur folie sanglante, font tout simplement

тельных признаков высших грибов пытается доказать, что социальные законы и социальная справедливость являются нежелательным продуктом осложненных эволюционистов.[1] Хочется еще только спросить, написана ли «Методика описательной микологии» по поручению Коти или по желанию Comité des forges, так как для микологии общая часть бесполезна, а вся специальная часть, по словам самого автора, совпадает с темами его двух ранее вышедших книг.

Цитата из высказываний Г. Пуанкаре, к тому же еще неверно толкуемая, варьируется Жильбером следующим образом: «Мы никогда не узнаем действительности. . . наука стоит столько же, сколько могущий вмещаться ум ученого» (стр. 30). «Мышление. . . „стилизует" факты. . . так что слова маскируют только непознаваемое» (стр. 39). «Классификация не существует сама по себе, ее нет в природе, но она есть в нас, она не реальна, но является нашей концепцией (conceptuelle, стр. 41). «Наука есть только классификация, а классификация не является верной, ее можно называть только полезной и удобной» (стр. 42). «Вид имеет спекулятивную природу, он представляет нереальное обобщение множества отдельных актов» (стр. 97). «Природа, мир, вселенная — кстати, просто мистические выражения» (стр. 142).

Отречение, смирение упадочной буржуазной науки ведет к тому, что она теряет свое истинно-научное содержание, и у многих буржуазных ученых остается только форма, жесты научной работы. Простая регистрация свойств грибных индивидуумов вокруг идеального типа становится у Жильбера задачей систематической микологии. Подобная микология утрачивает всякий исторический аспект. Вид, по Жильберу, есть сумма чистых линий, которые искусственно, по чувству, соединяются вместе для того, чтобы их можно было называть. Так как виды, понимаемые статически, действительно утрачивают свою реальность, является только последовательным, когда Жильбер относит их в мир человеческих идей, который якобы представляют собой не более, как аллегорию действительности. Напротив, Эйм в своей работе об *Inocybe* говорит, что он старается понимать вид в динамическом и более биологическом смысле: Расы, разновидности, виды представляют органическую часть сложного целого, может быть stirps. . ., эволюционное развитие которого идет путем медленного изменения. В своей выдающейся работе о тропических *Russulaceae* Эйм добавляет: «Мы особенно стремились придать некоторым признакам динамическую ценность, потенциальность, имеющую эволюционное значение, и в то же время, благодаря этому, уточнить смысл больших течений, которые смогли появиться в истории *Asterosporales*. Такая цель может быть достигнута, так как она покоится на логическом анализе фактов, базирующихся на объединении данных разного порядка». Здесь мы имеем противопоставление двух главных направлений современной микологии.

Следует отметить, что Жильбер признает некоторые «корреляции» у грибов и при этом еще устанавливает ряд правил, напр., что *Amanita* без полосатого края имеют амилоидную оболочку спор (это наблюдение верно!),[2] но Жильбер боится задать вопрос об исторических причинах этого факта. Историческая точка зрения в систематике грибов, по Жильберу, является вредной, так как создает иллюзии и отнимает у миколога время от единственно полезного собирания описательного материала. Практическим результатом такого образа

---

rétrograder l'humanité de plusieurs siècles. . .» (стр. 49—50). «Il faut vouer à l'exécration publique et enfermer dans des asyles d'aliénés ces „grands" doctrinaires qui excitent les hommes les uns contre les autres» (стр. 57).

[1] «Ce qui n'empêche pas des littérateurs ignorants et des rêveurs naïfs de soumettre, au nom de cet aspect de science, des pays entiers à des expériences sociologiques. Il y a plus de raison dans l'expérience sociale ancestrale, ou tout au moins dans celle des époques de mesure, que dans toutes ces belles théories réunies. L'humanité va à l'aventure en aveugle. . . L'ordre apparent de la nature n'est pas un ordre réfléchi, et c'est pour cette raison que les lois sociales s'y appliquent si mal», стр. 57—58).

[2] Мы совершенно не намерены касаться заслуг Жильбера в описательной и таксономической областях. Но мы еще покажем, что эти заслуги следует рассматривать не как результат мировоззрения Жильбера.

мыслей является, естественно, обострение того противоречия, которое давно характеризует буржуазную науку, противоречия между высоко развитым накоплением фактического материала и отставанием теоретической его переработки.

Бесконечное установление правил корреляции, раскапывание новых описательных подробностей — все это остается бессмысленным, если не будет объединено в высшую научную систему; напротив, как раз при развитии теории описательная микология может получить новый стимул, направление, смысл и значение. Здесь должно наступить (чуждое Жильберу) взаимное влияние, иначе жильберовские корреляции будут так же бесполезны и чужды действительности, как шефферовские родословные деревья *Russula*.

Из факта появления все новых и новых филогенетических теорий, которые противоречат теориям других ученых, Жильбер хочет сделать вывод, что филогения является чисто субъективной наукой и заниматься ею бесполезно. Новые представления, стоящие на уровне своего времени или даже опережающие его, никогда не побеждали вдруг, а всегда постепенно, с трудом пробивая себе путь в борьбе против консервативных и реакционных взглядов. Противоположность взглядов Брефельда и Де-Бари только характеризует то прогрессивное течение, которое появилось в микологии в половине прошлого века и было направлено против старых взглядов; оказалось, что противоположные представления обоих авторов не парализовали друг друга, но обусловили дальнейший подъем в микологии, которая еще задолго до Де-Бари вступила в эпоху, которая уже не была эпохой Жильбера. Так как Жильбер лишен всякого исторического чувства, он не замечает, что он возвратился к исходному пункту микологии.

Но как объяснить, что Жильбер в своих работах об *Amanita* и *Boletineae* (в последней он высказывает такие же идеи, как и в вышецитированной книге) вводит вполне приемлемые исправления таксономического порядка. На стр. 105 своих «Методов. . .» Жильбер говорит: «Некоторые органы оказывают большее, чем другие, действие на организм в целом или на сохранение живых существ и, следовательно, должны иметь большее значение для классификации, элементы которой располагаются с необходимостью, повинуясь иерархическому порядку. У гименомицетов спора важнее, чем базидия, природа оболочки спор имеет большее значение, чем ее форма, базидия — большее значение, чем цистида. Но натуралисты, следуя предвзятым идеям, не оценивают признаков подобным образом. Например многие думают, что размер спор грибов является важным признаком; я доказал, что: «размер спор. . . не может служить для характеристики и определения видов» (стр. 107). По Дарвину же надо считать, что чем важнее для систематики тот или иной признак, тем меньшее жизненное значение он имеет; один и тот же орган может иметь совершенно различное систематическое значение, и «действительное значение признаков для классификации измеряется тем, насколько они указывают на происхождение».

Мы видим, что взгляды Дарвина противоположны взглядам Жильбера. Что здесь не прав Жильбер, можно доказать множеством примеров из области систематики высших базидиальных грибов. У базидиальных грибов, по систематическому значению, первое место занимает не спора (не базидия, не цистида), а онтогенез плодового тела, указывающий на происхождение данной группы. В некоторых случаях спора действительно играет большую роль в систематике (напр. у семейств подпорядка *Boletineae*), в других — ничтожную. Так, напр., основные порядки так называемых гименомицетов *Aphyllophorales* и *Agaricales* по спорам не отличаются, а у *Agaricales* в целом наиболее важной в систематическом отношении является структура трамы, опять-таки указывающая на особенности соответствующих предков, не имея при этом жизненного значения для данного современного организма (напр. трама *Russulaceae*, указывающая на камеры гастеральных предков; сравните по этому вопросу указания в нашей статье «О новых данных для систематики и филогении *Agaricales*»). В классификации *Boletineae* самого Жильбера мы не находим никакого намека на весь его антидарвинистический догматизм; он следующим образом характеризует принятое мной в «System der *Agaricales*» семейство *Strobilomycetaceae*: «Гименофор

трубчатый. Споровый порошок бурый. Об[illegible] спор с орнаментацией [illegible] более или менее гастромицетовидные. Н[illegible] на [illegible]. Так как среди *Agaricales* встречается много родов, для характеристики которых наличие или отсутствие орнаментации спор не имеет значения (*Leucopaxillus, Galerina, Faydia, Inocybe, Melanoleuca* и др.), то бросается в глаза, что здесь орнаментация спор имеет значение даже для характеристики семейства. Мы, а до нас также Мэр, показали, что орнаментация спор *Strobilomyetaceae* указывает на происхождение этого семейства от определенных групп гастромицетов. И теперь Жильбер говорит еще: «более или менее гастромицетовидные» — признак, который, согласно его догме, не может иметь никакого значения, хотя бы он и имел, как это есть в действительности, связь с орнаментацией спор. И когда Жильбер выделяет оба рода, составляющие *Strobilomyetaceae*, не по характеру орнаментации спор (продольно ребристая или оребрившаяся), а по пигментам плодового тела и другим признакам, не имеющим важного жизненного значения, это явно противоречит его догме. Далее, величина спор играет для Жильбера при характеристике некоторых родов *Boletaceae* даже большую роль, чем для других микологов, тем более, что Жильбер не обращает внимания на микроскопическое строение трамы (*Ixocomus-Xerocomus-Boletus*). У *Amanita* жизненное значение полосатости края и амилоидности спор не больше, чем таких (второстепенных для Жильбера) признаков, как форма спор (которую очень подчеркивал Fayod), длина базидий, характер покрывала, наличие или отсутствие ядовитых веществ и т. д. Но зато первые из названных признаков (полосатость края и химизм оболочки спор) имеют отношение к происхождению соответствующих подродов, как мы это показали в другом месте. Итак, Жильбер сам доказал, что для того, чтобы быть хорошим систематиком, надо прежде всего быть хорошим дарвинистом, а не хорошим жильбертистом. . .

Несмотря на это, взгляды Жильбера, повидимому, не остались совсем без влияния на микологов. Так, Имлер считает, что он может пойти еще на один шаг дальше, чем Жильбер. Он думает, что путем соглашений (так как виды существуют, ведь, только в умах микологов), подобных соглашениям в вопросах номенклатуры, он будет содействовать решению проблемы вида, если он кропотливо установит, какие признаки должны вообще характеризовать в микологии вид, какие разновидности и т. д.

Едва ли можно ожидать, чтобы этим причудливым догматизмом [1] были увлечены другие систематики, как бы он ни «упрощал» систематику.

Гораздо интереснее введение голландского миколога Донка к его известной работе об *Aphyllophorales*, где он излагает свои взгляды, которые руководили им при составлении работы. Донк приводит в качестве примеров неудачных филогенетических опытов Нейхофф-Цигеншпека, ван Оверема (для *Clavariaceae*) Масси и Пилата (для *Cyphellaceae*). Результаты серологического метода Нейхофф-Цигеншпека были подвергнуты нами также (1936) подробному критическому разбору и признаны неудовлетворительными. Родословное дерево ван Оверема, судя по данным, приводимым Донком, также следует признать неудовлетворительным. Тот факт, что у Массы и Пилата по одному роду, которые должны были играть значительную роль в построении филогенетических теорий этих авторов о базидиальных грибах, оказались к базидиальным грибам не принадлежащими, представляет собой неудачу, которая абсолютно ничего не говорит против дарвинизма и эволюционной теории и даже не обязательно должна совершенно потрясти теории этих авторов. Однако Донк делает из этого следующий вывод: «Если филогенетические результаты пугают не только в микологии, то стоит задать вопрос, не является ли вся эволюционная идея, в смысле Дарвина — Ламарка, продуктом фантазии. Фактически также и генетика, которая первоначально должна была быть экспериментальной основой эволюционного учения

[1] Мы цитируем здесь без комментарий одну характерную фразу Имлера. После зрелого размышления. . . я остановился на следующем определении: микологическая разновидность отличается от вида, признанного путем соглашения за тип, своим ясно отличающимся и постоянным цветом» (Bull. Soc. Myc. Tr., 1936, p. 302).

и многими еще за нее считается, как раз дала материал против этого учения. Кроме Кернера (1891) теперь раздается уже много голосов против ходячей эволюционистики; я назову только Лотси (1916), Гайата (1921, 1928, 1931 и т. д.), Иордан (1931), Дю Риэ (1930), Данзер (1931). Я полагаю, что мы должны спять вернуться к старой интуитивной группировке, однако я противостою искушению иллюстрировать это цитатами из работ Данзера и Гайата». Здесь, в противоположность Жильберу и Имлеру, выступает тенденция обосновать свою антидарвинистическую позицию теоретическими ссылками на работы, причем указывается работа Гайата, антидарвинистическое содержание которой служило предметом подробной критики в советской литературе (Полянский), поэтому мне можно здесь не затрагивать «динамическую систему» Гайата, а книга Данзера требует еще специального анализа, не входящего в задачи настоящей работы.

В противоположность Донку, Жильбер в своих антинаучных позициях совершенно неприступен, так как он не хочет затруднять себя опровержением эволюции при помощи фактического материала. Но одно обще и Донку и Жильберу—стремление к «методу» отграничения видов по чувству. «Также и здесь (т. е. при отграничении «видов»—кавычки Донка!) интуитивное разделение, которое все же покоится на очень большом изученном в природе материале, является надлежащим. Естественно, можно на этом основании во многих пунктах иметь различные мнения». У Жильбера этому соответствует «интуитивный такт» (tact intuitif), «здравый смысл» (bon sens»), «тонкое и естественное чутье» («flair subtil et naturel»).

Мы считаем, что интуиция в некоторых случаях неудачно инспирировала Донка. С другой стороны, мы имеем не мало примеров, которые доказывают, что Донк в целом ряде пунктов подошел к естественной системе ближе, чем Фриз и даже Бурдо-Гальзен. Мы уже указывали в другом месте на значение рода *Boletopsis* и полагаем, что Донк нашел здесь хорошее решение также и в отношении отнесения его к *Phylacteroideae*. Главную роль тут сыграли форма и цвет спор, как раз признаки, которые указывают на происхождение этого гриба от имеющих гладкий или шиповатый гименофор *Phylacteroideae*. Донк цитирует в подтверждение своих взглядов одну, несомненно, эволюционистскую фразу Бурдо: «этот вид (*Boletopsis leucomelaena*) кажется продолжением *Phylacteries* среди *Porés*». Как надо это понимать, когда тот же антидарвинист Донк в своей полемике с Оверсом говорит: «Использование во что бы то ни стало одного признака, как это обычно имеет место в микологии, ведет к искусственным системам. . . Предпочтительное само по себе применение группы признаков может дать нам естественное расположение». Как понимать иначе, а не филогенетически, противопоставление искусственным системам (которые, повидимому, следует отклонить) естественного расположения (к которому следует стремиться)? На стр. 69 работы Донка читаем: «имеет ли у Юэля руководящий принцип подразделения действительно такую большую филогенетическую ценность. . .» Здесь явно подвергается сомнению ценность признака, а не самой филогении.

Донк очень молодым трагически погиб при катастрофе. Надо полагать, что дальнейшее самостоятельное развитие этого талантливого миколога вывело бы его из-под влияния антидарвинизма.

ЛИТЕРАТУРА

Дарвин Ч. Происхождение видов (пер. Тимирязева). 1937 (цит. по: В. Н. Полянский. Дарвин и проблемы систематики. Природа, 1938, стр. 49, 56). — Donk. Revision der Niederländischen *Homobasidiomycetae* — *Aphyllophoraceae*, II, Med. v. h. Bot. Mus. v. d. Rijks-Univ. Utrecht, 1933. — Gilbert E. J. Les Bolets. Paris, 1931. — Gilbert E. J. Méthode de Mycologie déscriptive. Paris, 1934. — Heim R. Le Genre Inocybe. Paris, 1931. — Heim R. Les Lactario-Russulés. Paris, 1938. — Imler L. L'éspèce et sa variété en Mycologie. Bull. Soc. Myc. Fr., 1936. — Kühner R. Le Genre Mycena. Paris, 1938. — Schäffer J. Le Système naturel des Russules. Bull. Soc. Myc. Fr., 1935. — Зингер Р. О новых данных для систематики и филогении *Agaricales*, как потомков *Gastromycetes*. Сов. бот,. 1939, № 1, стр. 95—98.

ОБ ОДНОЙ ПОПЫТКЕ «ОПРОВЕРЖЕНИЯ» ДАРВИНИЗМА В СОВРЕМЕННОЙ СИСТЕМАТИКЕ

(По поводу «динамической системы» Bunzô Hayata)

В. И. Полянский

(Ботанический институт Академии Наук СССР)

Если дарвинизм, говоря словами К. А. Тимирязева (1937а, стр. 82), «охватывает почти всю совокупность биологических знаний», то неудивительно, что борьба против дарвинизма находит свое выражение во всех биологических науках. В частности, это справедливо и по отношению к старейшей биологической дисциплине — систематике, проблематика которой теснейшим образом связана с основными положениями дарвиновского учения.[1]

Как известно, переворот, произведенный в биологии Дарвином, имеет в основе внедрение и последовательное проведение в этой науке каузальной и исторической точки зрения. «Едва ли не самою характеристической чертой, отметившей развитие естественных наук за XIX столетие, — писал К. А. Тимирязев в «Историческом методе в биологии» (1922, стр. 5), — должно признать тот коренной переворот в наших воззрениях на природу, который сблизил по методу изучения две области человеческого знания, казалось, имевшие так мало общего — биологию с историей. Выражаясь кратко, можно сказать, что так называемая «естественная история» в течение целого столетия роковым образом проявляет все более и более очевидное стремление положить себе в основу действительную историю органического мира». Сказанное по отношению к биологии в целом приложимо, в частности, и к систематике. Никто иной, как именно Дарвин возвел систематику в ранг исторической дисциплины,[2] задачи которой не исчерпываются констатацией сходства и различия и простой каталогизацией организмов, но включают в себя выяснение причин этого сходства и различия, причем причины эти — исторического порядка: причину настоящего следует искать в прошлом, в истории развития органической природы. Казалось бы, что это основное положение дарвиновского учения, в значительной мере определяющее собой всю «направленность» последарвиновской систематики, является совершенно бесспорным, и речь может итти только о методах, которыми должна решаться эта основная задача. Однако в современной систематике нередко можно встретить и обратные утверждения, исходящие из разных предпосылок и по-разному аргументируемые, но сводящиеся к общему результату — к отрицанию применимости в систематике исторического метода рассмотрения явлений.

В советской литературе последнего времени [3] неоднократно уже подвергались критическому разбору воззрения одного из наиболее «откровенных» выразителей этой тенденции — шведского генетика и систематика Heribert Nilsson. Однако гораздо меньшей известностью пользуются у нас взгляды умершего в 1934 г. известного японского ботаника Bunzô Hayata, автора так наз. «динамической системы», представляющей собой, несмотря на свое наименование,

[1] См. по этому поводу, напр., Полянский, 1938.

[2] На предшественниках Дарвина в этом отношении мы не можем здесь останавливаться. Наиболее замечателен из них, конечно, Ламарк.

[3] Полянский, 1936, 1938; Керкис, 1938; Палибин, 1939.

великолепный пример антиисторической концепции в современной систематике. Между тем, на Западе идея «динамической системы» находит себе в целом весьма сочувственную оценку у ряда авторов.[1] Мы считаем поэтому не лишним остановиться более подробно на критическом рассмотрении взглядов Hayata,[2] хотя и высказанных им впервые уже довольно давно.

Hayata, так же как и Heribert Nilsson,—последовательный противник дарвинизма. В ряде своих работ (напр. 1928b, 1928c, 1931) он неоднократно указывал на то, что филогения является иллюзорной, а учение Дарвина — ложно в своей основе. Для того чтобы составить себе известное представление о взглядах Hayata на органический мир и на его историю, укажем на следующие моменты его воззрений, достаточно ясно характеризующие его общебиологическую концепцию.

Изучая последовательную смену растительности в лесах Mt. Fuji, Hayata пришел к выводу, что борьба за существование и естественный отбор не могут являться главной причиной этого процесса и что должны существовать какие-то другие причины, которые он провизорно обозначал как «сокровеннейший фактор» («innermost factor»).

Исходя из этих представлений, автор и сформулировал то, что он назвал «теорией последовательности» («the Succession Theory»), противопоставленной им теории естественного отбора. Согласно этой теории «каждый вид и каждая формация имеют тенденцию погибнуть естественной смертью благодаря сокровеннейшему фактору («innermost factor»), уступая как будто бы свое место другому виду или формации. . .» (Hayata, 1928a, стр. 1868).

Развивая дальше эти воззрения, Hayata, как он сам указывает (1928a, стр. 1868), стал рассматривать в свете этих представлений и проблему происхождения видов, морфологическую связь между ними и естественную систему в целом. Так возникла неразрывно связанная с «теорией последовательности»[3] «теория участия» («the Participation Theory»). В формулировке сущности этой последней Hayata до известной степени пользуется генетической терминологией, применяя выражение «ген». Однако, как это особо оговаривает автор (1931, стр. 343), понятие гена для его теории необязательно должно браться в генетическом смысле. Оно, как это видно из дальнейшего, употребляется Hayata в более широком и — прибавим от себя — достаточно неопределенном значении, почему в дальнейшем, пользуясь этим термином в понимании Hayata, мы и будем заключать его в кавычки.

По мнению автора, вид не есть простая единица, а соединение (агрегат) разных элементарных единиц, подобно пригоршне разноокрашенных бусинок, которые и можно сравнить с разными «генами». При этом виды в главных своих элементах однородны и различаются лишь по их пропорции, так что в известном смысле можно сказать, что все виды одинаковы, поскольку в них налицо одинаковые «гены». Таким образом «теория участия» имеет как бы два аспекта. Во-первых, она утверждает, что в образовании вида принимают участие различные «гены»; во-вторых, согласно этой теории, в разных видах имеются, хотя и в разном соотношении, одинаковые «гены».

«Гены», по представлению Hayata, могут переходить из латентного состояния в доминирующее и обратно. Сообразно с обстановкой могут меняться их количество и пропорция. При этих изменениях «генов» меняются и организмы, изменяются виды. Но ни один новый «ген» не создается вновь и не исчезает.

---

[1] Так, напр., Crow (1928, стр. 133) считает, что взгляды Hayata вносят «весьма важную («a very important») перемену в наше представление о естественной системе». Du Rietz в своей большой работе о таксономических единицах, изложив сущность воззрений Hayata, пишет: «Превосходная («excellente») идея динамической системы Hayata, конечно, должна сделать возможным мирное существование бок-о-бок в будущей систематике старых и новых систем» (Du Rietz, 1930, стр. 414). См. также Lam (1936, стр. 190), Krause (1929) и др.

[2] Кратко на «динамической системе» Hayata мы останавливались в 1938 г. (Полянский, 1938, стр. 52—53).

[3] Hayata, 1928c, стр. 1877.

Ныне существующие «гены» — те же, что были извечно, и сохранятся в бесконечном будущем. Вследствие этого и организмы, несмотря на [illegible] с ними время от времени изменения, вызванные количественными [illegible] пропорций среди «генов», «...в своем действительном существе все та же и та же» (1921, стр. 103; 1931, стр. 396). С этой точки зрения [illegible] тесно связанные особенности органического мира, разъяснение которых [illegible] большую заслугу Дарвину, — общность организмов и в то же время их специфичность,— получают у Hayata совершенно иное «объяснение». Общность органического мира, по мнению Hayata, вытекает из общности «генов», тогда как специфичность организмов коренится в различном соотношении «генов» и в различии в связях между ними.

Такова в общих чертах та картина мира, которую рисует нам Hayata. Не трудно, мы полагаем, увидеть, что здесь перед нами, в сущности, та же неприкрытая метафизика, выразителем которой являлся Lotsy в его пресловутой теории гибридизации, с тем, однако, различием, что последняя носит гораздо более конкретный характер. В своей принципиальной основе взгляды Hayata весьма близки к лотсианству, представляя собой такое же фактическое отрицание исторического процесса развития органической природы — идеи, давно уже опровергнутой всем колоссальным материалом, накопленным современной биологией. Эти взгляды прямо противоположны дарвинизму. Недаром сам Hayata (1928b, стр. 1874) особенно подчеркивал, что его «теория участия» существенно отличается от эволюционной теории. Если последняя принимает, что все многообразие современных видов развилось от немногочисленных предков, то, по мысли Hayata, наоборот, предки современных видов были столь же многочисленны, как и они сами, и различались в такой же степени. Эта точка зрения едва ли покажется нам неожиданной, поскольку идея развития абсолютно чужда Hayata, представляющему себе органический мир как результат «перетасовки» каких-то постоянных элементов.

Посмотрим теперь, как же интерполирует Hayata свои воззрения в область систематики — в чем заключается сущность его «динамической системы».

Как указывает Hayata (1928b, стр. 1871), если бы «ошибочная» идея генеалогии «не была в нашем уме», то мы построили бы систему, напоминающую сетку. Представление о системе, имеющей характер сетки (которое, отметим кстати, восходит еще к Линнею), весьма привлекает Hayata. Но в своей «динамической системе» он идет в этом отношении дальше.

«Динамическая система» Hayata исходит из двух, только что отмеченных нами, основных предпосылок: [1] 1) предки ныне живущих видов были столь же многочисленны, как и современные виды; 2) предки современных форм, так же как и сами современные формы, стояли и стоят друг с другом в отношениях, которые могут быть представлены в виде сетки (а не разветвленного дерева). Первое из этих положений является совершенно голословным и не доказуемым и, как мы уже указывали, находится в очевидном противоречии с основными представлениями дарвинизма. Характерно, что и сам Hayata ограничивается простым постулированием его без тени фактического обоснования. За то второе положение, по крайней мере, в той его части, которая имеет в виду ныне живущие формы, Hayata пытается подтвердить фактами. Остановимся сначала на этих фактических обоснованиях его взглядов, а потом уже перейдем к краткому разбору самой «динамической системы».

В работе 1931 г. Hayata приводит четыре примера «сетчатообразного отношения» (die netzartige Beziehung) между растениями, касающиеся двудольных, папоротникообразных, мхов, водорослей и грибов. Их сущность сводится к тому, что если расположить в вертикальный столбец ряд, напр., порядков, входящих в состав соответственно более высокой систематической категории (напр., подкласса), то эти порядки обнаружат несомненную связь не только между собой (т. е. по вертикали), но и с выписанными таким же точно образом порядками

[1] Hayata, 1931, стр. 328.

другого подкласса (т. е. по горизонтали). Так, напр., по Hayata (1931), если взять систему двудольных Энглера и расположить в один вертикальный столбец порядки подкласса *Archichlamydeae*, а в другой — подкласса *Metachlamydeae*, то легко заметить наличие подобной внутренней связи (по горизонтали) между *Centrospermae* (из *Archichlamydeae*) и *Primulales* и *Plumbaginales* (из *Metachlamydeae*); *Sapindales* (из *Archichlamydeae*) и *Ebenales* (из *Metachlamydeae*); *Parietales* (из *Archichlamydeae*) и *Cucurbitales* (из *Metachlamydeae*); *Umbelliflorae* (из *Archichlamydeae*) и *Rubiales* (из *Metachlamydeae*). Точно так же из папоротникообразных, напр. у *Polypodiaceae* (в системе Diels'a), удается констатировать определенную связь между некоторыми, видимо, отдаленными родами, как то: *Polybotrya* и *Gymnopteris* (из *Aspidieae*), с одной стороны, и *Elaphoglossum*, *Acrostichum*, *Cheiropleuria* и *Platycerium* (из *Acrosticheae*) — с другой.

Мхи по гаметофитам разделяются, с одной стороны, на *Marchantiales*, *Anthocerotales* и *Jungermanniales*, с другой — на *Sphagnales*, *Andreaeales* и *Bryales*. Однако по спорофитам *Anthocerotales* близки к *Sphagnales* и *Andreaeales*.

Водоросли и грибы различают по признаку присутствия или отсутствия хлорофилла, что, по мнению некоторых авторов (Cohn и Sachs), едва ли естественно. Если же, как это предлагает Hayata, взять в качестве основного систематического критерия строение половых органов, то тогда следует поместить в один ряд *Protococcales* (из водорослей) и *Archimycetes* (из грибов), *Vaucheriales* (из водорослей) и *Oomycetes* (из грибов), *Conjugatae* (из водорослей) и *Zygomycetes* (из грибов), *Rhodophyceae* (из водорослей) и *Laboulbeniales* и *Ascomycetes* (из грибов). Таким образом сходство, которое в современной классификации (разделяющей грибы и водоросли) выражается вертикальным столбцом, может быть, оказывается, констатировано и в горизонтальном направлении.

Все это, по мнению Hayata, напоминает отношение между элементами в периодической системе Менделеева — аналогия, усугубляющаяся еще, как отмечает Hayata, отсутствием постепенных переходов между порядками и родами растений. Вот эти-то два факта — «сетчатообразные отношения» и скачкообразность переходов между группами растительного мира — и не могут быть, как это представляется автору «динамической системы» (Hayata, 1931, стр. 331), согласованы с дарвиновским учением. Но так ли это в действительности?

Безусловно, что последним своим заключением он обнаруживает полное непонимание основ того, что берется опровергать, — дарвинизма. Посмотрим сначала, как в действительности обстоит дело с первым аргументом, используемым Hayata для «опровержения» дарвинизма — с вопросом о «сетчатообразных отношениях» между группами растений. Прежде всего необходимо отметить, что «сетчатообразные отношения», как это следует из самых примеров Hayata, являются весьма относительными. Во-первых, далеко не во всех случаях связь по горизонтали налицо между всеми группами. Так, напр., говоря о водорослях и грибах, Hayata, как это должно броситься в глаза всякому мало-мальски знакомому с этим вопросом читателю, упоминает лишь некоторые порядки, где подобная связь выступает более отчетливо, и опускает целый ряд других, где ясно обнаружить ее не удается. Во-вторых, эта связь, где она есть, касается лишь отдельных признаков и не распространяется на ряд других. Следовательно, примеры, приводимые Hayata, указывают лишь на то, что в ряде случаев между группами растений, мало родственными друг другу, в некоторых признаках наблюдается определенное сходство. А это — явление достаточно широко распространенное, которое можно было бы проиллюстрировать еще целым рядом примеров, некоторые из которых, несомненно, более удачны, чем те, которые приводит Hayata. Сошлемся хотя бы на так наз. «комбинативную систему» лишайников Еленкина (1926, 1930 и др.), где наглядно показано сходство в формах роста слоевища в разных филетических рядах лишайников, так что в целом как раз и получается то, что Hayata называет «сетчатообразными отношениями». Факт этот бесспорно весьма интересен, но противоречит ли он в какой-либо мере учению Дарвина? Дарвину были хорошо известны многочисленные случаи наличия в разных, даже мало родственных группах схожих черт строения.

В «Происхождении видов» Дарвин подробно останавливается на этом вопросе и, приведя ряд соответствующих примеров, пишет: «Принцип . . . значительных изменений, вероятно, часто проявляется в этих случаях, то есть члены одного и того же класса, хотя и связанные только отдаленным родством, унаследовали так много общего в их строении, что способны под влиянием сходных побуждающих причин и изменяться сходным образом; а это, очевидно, будет способствовать приобретению путем естественного отбора частей или органов, весьма похожих друг на друга, независимо от прямой унаследованности их от общего предка» (Дарвин, 1939, стр. 617).

Таким образом ни о каком «противоречии» дарвинизму здесь, очевидно, говорить не приходится, так как факты, приводимые Hayata, могут только служить иллюстрацией данного положения Дарвина. Что же касается второго аргумента Hayata — скачкообразности переходов между группами растительного мира, то, в действительности, дело обстоит как раз обратно тому, как представляется оно Hayata. Этот факт не только не противоречит дарвинизму, но именно в дарвинизме он и нашел впервые свое объяснение. Использование же его Hayata в качестве аргумента против учения Дарвина указывает лишь на то, что Hayata явно недооценил и не понял одного из основных положений дарвинизма — учения о дивергенции или расхождении признаков. В русской литературе, как известно, особенно высоко оценивал эту исключительно важную идею Дарвина К. А. Тимирязев, неоднократно подчеркивавший, что «начало естественного отбора одновременно устранило оба препятствия, стоявшие на пути всех предшествовавших попыток эволюционных теорий, — кажущуюся целесообразность органических форм и отсутствие наличных между ними переходов (Тимирязев, 1937b, стр. 33).

Но Hayata, так легко «опровергнув» основные представления дарвинизма в области систематики, идет дальше и, не находя опоры в учении Дарвина, ищет таковую. . . в законах Менделя. Он указывает, что гомозиготы, отщепляющиеся в F_2 при скрещивании двух видов, не несут каких-либо признаков, свидетельствующих об их происхождении, так что мы не можем сказать, происходят ли они непосредственно от отцовского вида, от материнского вида или от гибрида между ними. «Это указывает, — говорит Hayata (1931, стр. 332), — что, поскольку менделевские законы подтверждаются, филогенетический метод, применяемый при построении системы, есть не что иное как заблуждение («Täuschung»), потому что систематические категории, собственно, должны были бы быть обоснованы на сопоставлении генов (генотипе) видов, т. е. на сходстве и различии, касающихся внутреннего строения». Заметим прежде всего, что выставление в качестве аргумента против филогенетической систематики законов Менделя является совершенно неудачным, ибо эти закономерности, конечно, никакого отношения к ней не имеют и относятся к совершенно другой, гораздо более частной проблеме, — проблеме распределения признаков в ряду последующих поколений при явлении гибридизации. Подобные попытки так и и иначе использовать законы Менделя в борьбе против дарвинизма (к сожалению, нередко имеющие место) должны вызывать решительный протест. В этом отношении следует напомнить ту позицию, которую занимал в этом вопросе К. А. Тимирязев, неоднократно указывавший на значение работ Менделя, как фактического опровержения одного из возражений против учения Дарвина (вопрос о «заболачивающем» действии скрещиваний). «В итоге, — говорил Тимирязев (1937c, стр. 268), — менделизм, поскольку он оправдывается, служит только поддержкой дарвинизму, устраняя одно из самых важных возражений, когда-либо выдвинутых против него». Но не сами законы Менделя как таковые, а тот установленный генетикой факт, что сходство не всегда указывает на общность происхождения — положение, обоснованное особенно экспериментальными исследованиями Heribert'a Nilsson'a над *Salix* (H. Nilsson, 1918, 1928), действительно указывает на необходимость в некоторых случаях крайней осторожности при выводах филогенетического порядка. Это обстоятельство может иногда затруднить работу систематика, но оно не означает, конечно, что филогенетическая точка зрения в систематике должна быть в силу этого вовсе оставлена (Полянский, 1936, стр. 15–18).

Чтобы покончить с «критикой» Hayata принципов филогенетической систематики, приведем еще следующую довольно большую цитату из его работы 1931 г., ясно, как нам кажется, показывающую всю порочность его основных позиций. «Если даже принять, — говорит Hayata (1931, стр. 332), — что множество видов древовидно разветвляясь, происходят от одного единственного предка, то ведь этот предок должен был бы быть сам гетерозиготой, происходящей опять-таки от двух предков, причем эти предки, идя вниз, снова должны были бы, в давно прошедшие времена, подобно корневой системе дерева, расщепляться на все меньшие корешки. Выражаясь образно, обычно принимаемое систематиками родословное дерево представляется мне подобным надземному стволу с кроной, состоящей из многих веток, но без корневой системы. Мне кажется едва ли сомнительным, что такое дерево должно было бы быть опрокинуто толчком ветра». Трудно, мы полагаем, найти более яркий пример полного отсутствия историзма в постановке данной проблемы, чем та, которую заключают в себе вышеприведенные слова Hayata! Hayata — как это, впрочем, и следовало ожидать на основании того, что выше было уже сказано о его «теории участия» — совершенно чужда представление о том, что явление гетерозиготности, равно как и сам половой процесс, не изначальны и неизменны, а представляют собой продукт исторического процесса и — в той форме, как мы их видим сейчас — развились во времени. Но, с учетом этого основного обстоятельства, все то, что говорит Hayata о неизбежности «падения» родословного дерева «от толчка ветра», теряет всякий смысл и может только служить показателем полной его беспомощности в неравной «борьбе» с учением Дарвина.

Переходим к тому, что предлагает Hayata «взамен» дарвиновских представлений в систематике — к основным принципам его «динамической системы».

Как указывает Hayata (напр., 1928c, стр. 1885), твердых критериев для естественной классификации не существует. Это не значит, однако, что естественная система вообще невозможна, но для создания ее нельзя учитывать отдельные признаки растения, а необходимо принимать во внимание всю их совокупность. В зависимости от того или иного критерия для классификации, виды, роды, семейства должны помещаться то в одном, то в другом месте системы; они, по мнению Hayata, не имеют твердого естественного положения. В своей большой работе 1921 г. Hayata приводит многочисленные примеры того, что одно и то же семейство может одновременно сближаться с весьма различными другими семействами в зависимости от того, какие признаки принимаются во внимание. Ограничимся одним из этих примеров, касающимся *Ranunculaceae* (Hayata, 1921, стр. 108—109). Это семейство непостоянством числа тычинок, апокарпностью гинецеев и спиральным их расположением схоже с *Magnoliaceae*, *Anonaceae* и *Nymphaeaceae*. Ряд признаков (особенно покровы семяпочек) сближает его с *Berberidaceae*. В то же время родство *Ranunculaceae* с *Dilleniaceae*, *Ochnaceae* и, в меньшей мере, с *Rosaceae* проявляется в расположении частей околоцветника и тычинок, а также — по отношению к последнему семейству — в расположении плодолистиков. Далее, бесспорно сходство *Ranunculaceae* с *Alismataceae*; оно заключается в неопределенном числе тычинок, в апокарпности гинецеев и, особенно, в общем облике («in the habits»). Каково же в таком случае действительное положение этого семейства в системе?

«Современная систематическая проблема в общераспространенном представлении, — пишет Hayata (1921, стр. 111), — заключается в решении того, куда лучше или более естественно поместить его. . ., или — какие характерные особенности перевешивают. Но, по моему мнению, вопрос гораздо шире, поскольку принято во внимание действительное положение дела». По мнению Hayata, не естественно и не нужно, чтобы систематические группы находились в системе всегда на одном и том же месте. И именно в этом смысле система должна быть «динамичной», меняющейся вместе с принимаемыми критериями классификации. Только в таком «динамическом» толковании, по мнению Hayata, и может быть понята естественная система. Между тем системы, называемые естественными, в представлении Hayata все «статичны» (1921, стр. 113). При этом сплошь и рядом

разные части одной и той же системы строятся, исходя из различных критериев[1]. «Выражаясь образно, — говорит Hayata (1921, стр. 144), — такую систему можно сравнить с мозаичной картиной горы, один кусок которой взят из картины, изображающей эту гору с юга, второй кусок — из картины, изображающей ее с севера, третий — с востока и т. д., в то время как истинная естественная система метафорически может быть уподоблена модели самой горы».

Для пояснения мысли Hayata воспользуемся приводимым им самим вымышленным примером (Hayata, 1931, стр. 332—333). Допустим, что мы имеем 8 видов — ABC, ABc, Abc, aBC, abC, AbC, aBc, abc, где буквами обозначены «гены»: A — белой окраски цветка, a — красной окраски цветка, B — белой окраски плода, b — красной окраски плода, C — белой окраски семени, c — красной окраски семени. Эти виды можно расклассифицировать на две группы точно — по цветам, плодам и семенам. Естественная же классификация, по мнению Hayata, заключается в мысленном соединении («in einer gedanklichen Zusammenfassung») этих способов классификации, число которых, равное в данном примере трем, может быть, конечно, и больше, если мы примем во внимание большее число «генов». Такой способ рассмотрения естественной системы и дает «динамическую систему» в противоположность обычной «статической системе». Правда, в некоторых случаях части естественной системы могут совпадать с соответствующими частями статической системы. Это будет иметь место в тех случаях, когда они обладают столь простой структурой, что она исчерпывающе выражается каким-либо одним способом классификации. Так, если виды различаются окраской цветов, а другие «гены», не принимаются во внимание, то возможен лишь один способ их классификации, и система будет линейной. Если, напр., окраска цветов у этих видов белая, розовая и красная, то они могут быть помещены на одной линии на разном расстоянии друг от друга, причем вид, имеющий розовые цветы, окажется между видами, имеющими белые и красные цветы. Допустим теперь, что налицо две группы «генов»: напр., «гены» окраски цветов и «гены» окраски плодов. В этом случае система может быть построена по двум осям координат. На одной (по тому же принципу, как и в предыдущем примере) — будут нанесены признаки разной окраски цветов, а на другой — разной окраски плодов, и виды займут точки пересечения перпендикуляров, восстановленных из соответствующих точек осей. Таким образом получится плоскостная система. Конечно, эта система будет соответствовать действительности только тогда, если все комбинации из данных признаков имеются в природе. Не трудно понять, что в случае, если учитывать еще одну, третью, группу генов (напр., окраску семян), то система, построенная теперь уже по трем осям координат, окажется объемной. Все эти три системы (линейная, плоскостная и объемная) будут являться статическими системами и в соответствующих их точках расположатся по одному виду. Но как быть, если учитывается еще одна, четвертая, группа «генов», напр. особенности прилистников? Здесь мы, очевидно, идя таким же путем, должны притти к четырехмерной системе. Однако четырехмерность может быть представлена лишь в смысле сопоставления четырех различных объемных систем, построенных из одних и тех же видов, но так, что каждый вид занимает в каждой из этих систем различное место. В нашем примере для этого нужно поступить следующим образом. Из четырех групп «генов» при построении каждой из подобных «частичных систем» («Teilsystem») следует принимать в расчет только три. Таким образом мы получим объемные системы, построенные на основе учета окраски цветов, плодов и семян (I), окраски цветов, плодов и особенностей прилистников (II), окраски цветов и семян и особенностей прилистников (III) и окраски плодов, семян и особенностей прилистников (IV). По мнению Hayata, полное выражение систематических взаимоотношений между данными видами может быть достигнуто только путем «сорассмотрения («Zusammenschau») этих четырех объемных «частичных систем», что и даст «динамическую систему». Ясно, что в каждой точке любой из этих четырех систем, учитывающих только три группы

[1] В своей работе 1921 г. Hayata подробно останавливается на критическом разборе принципов системы Энглера.

«генов» из четырех, будет, в нашем примере, располагаться уже не по одному, как в предыдущих случаях, а по три вида, различающихся в той группе «генов», которая в данной частичной системе не принята во внимание. Понятно, что местоположение видов в этих четырех статических системах будет различным, так как оно определяется в разных системах разными «генами». Таким образом и получится та «динамичность», отсутствие твердо фиксированного местоположения видов в системе, которая, как мы уже указывали, и является особенностью естественной системы в том «динамическом» смысле, как она понимается Hayata. Конечно, число видов, помещаемых в одной точке системы, а также и число «частичных систем», требующих «сорассмотрения» для получения «динамической» системы, может быть и больше, чем в вышерассмотренном примере, если учитывается больше чем четыре группы «генов».

В своей работе 1931 г. Hayata дает две формулы, которыми он пытается выразить общий случай построения естественной системы, понимаемой в «динамическом» смысле. Мы, однако, не будем приводить их здесь, равно как и тех графических схем, которыми пользуется автор для иллюстрации своей идеи, сущность которой, мы полагаем, достаточно ясна и из всего вышесказанного. Не станем мы также останавливаться на фактическом разборе «динамической системы» покрытосемянных, которую Hayata, основываясь на системе Энглера, дает в своей работе 1921 г., так как задачей настоящей статьи является лишь рассмотрение основных принципов построения «динамической системы». Подчеркнем только еще раз, что «динамическая система» Hayata, как на это указывает и сам автор (напр. 1921, стр. 158), неразрывно связана с его «теорией участия», ибо, по его мнению, именно последняя дает объяснение «сетчатообразным отношениям» и скачкообразности переходов между группами растительного мира, лежащими в основе «динамической системы» и будто бы необъяснимыми с точки зрения дарвиновского учения, на чем мы уже останавливались выше.

Все воззрения Hayata должны рассматриваться в целом как последовательно антидарвинистическая концепция в современной систематике.

Мы уже видели, что те основные предпосылки, из которых исходит «динамическая система» Hayata, частью носят совершенно голословный характер и должны быть со всей решительностью отвергнуты (представление о том, что предки ныне живущих видов были столь же многочисленны, как и современные виды), частью же являются фактом, хорошо согласующимся с дарвинизмом, хотя и не в такой преувеличенной его оценке, которую дает Hayata («сетчатообразные отношения» между систематическими группами). Каково же в таком случае наше отношение к самой «динамической системе». Для того чтобы ответить на это, нам остается коснуться двух вопросов — вопроса об оценке систематических признаков и вопроса о динамичности системы, конструируемой так, как это предлагается Hayata.

Единственно в чем можно полностью согласиться с Hayata, это в его утверждении, что действительная естественная система должна принимать в расчет всю совокупность признаков организмов. Положение это настолько очевидно, что оно для систематика является аксиоматическим. Оно полностью разделялось и Дарвином, который в «Происхождении видов» подчеркивал необходимость учитывать при классификации всю сумму признаков (Дарвин, 1939, стр. 610). Но, принимая во внимание комплекс признаков, имея постоянно перед глазами организм как целое, как должны мы оценивать отдельные признаки, какой «удельный вес» имеют они в систематике или, иначе говоря, какова их систематическая значимость? Мы уже видели, что Hayata, исходя из своих антиэволюционных представлений, резко отрицательно относится к подобной постановке вопроса. Для него, в соответствии с его «теорией участия», все признаки, в сущности, — совершенно равнозначны. Эта по существу антиэволюционная точка зрения, конечно, прямо противоположна той, которая вытекает из основ дарвиновского учения и подробно изложена и обоснована Дарвином в «Происхождении видов».[1]

[1] Заметим, что ряд в высшей степени интересных соображений по вопросам систематики содержат и предварительные очерки теории Дарвина, написанные им в 1842 и 1844 гг.

По вопросу о систематической значимости признаков руководящим является указание Дарвина на то, что «. . .действительное значение признаков для классификации измеряется тем, насколько они указывают на общее происхождение» (Дарвин, 1939, стр. 616). Неоднократно Дарвин подчеркивает, что классификационное значение той или иной особенности, как общее правило, обратно ее жизненному значению: чем меньше данная особенность связана с образом жизни, тем более важна она для систематики (Дарвин, 1939, стр. 197, 198, 432, 608, 657, 658 и др.). Специально Дарвин отмечает, что один и тот же признак иногда имеет в разных группах, и даже в пределах одной и той же группы, разную систематическую значимость (Дарвин, 1939, стр. 198, 609). Дарвин указывает также, что признаки, более изменчивые, менее ценны для классификации, чем признаки, мало изменяющиеся (Дарвин, 1939, стр. 101, 608). Однако при этом не следует, конечно, думать, что варьирование признаков вообще не представляет интереса для систематика. Глубоко правильно указание Дарвина на то, что изменчивость некоторых свойств во многих случаях сама по себе является видовым признаком (Дарвин, 1939, стр. 132).

Все эти и ряд других руководящих соображений Дарвина по основным систематическим проблемам характеризуют тот подход к вопросам классификации, который, естественно, совершенно чужд Hayata. В настоящее время, только стоя в области систематики на исторической точке зрения, можем мы ставить и посильно решать в нашей конкретной работе подобные вопросы. Систематическая значимость признаков в конечном счете определяется их прошлой историей. Понятно, что для того, кто, подобно Hayata, вообще отрицает эту историю, не остается ничего другого, как ограничиваться беспомощной констатацией сходства «по разным направлениям», и этот факт, который и может быть только понят на основе дарвинизма, выдвигать... в качестве «неопровержимого» аргумента против дарвинизма...

Антиисторизм, полная статичность — вот что прежде всего характеризует «динамическую» систему Hayata! Между тем именно видимость «динамизма», по всей вероятности, и привлекает некоторых исследователей к идеям Hayata. Так, напр., Lam, взгляды которого на основные проблемы систематики существенно отличны от воззрений Hayata, хотя и полагает, что последний «пошел слишком далеко в своих соображениях», но, тем не менее, ставит в заслугу Hayata «пронизание таксономии и филогении динамизмом». По мнению Lam, «его (Hayata, *В. П.*) крайний динамизм ослабил статику, более или менее присущую почти каждой филогенетической конструкции до 1920 г.» (Lam, 1936, стр. 190). Но в чем же проявляется в действительности этот «динамизм»? Мы уже видели, что «динамизм» в системе Hayata налицо лишь в том, что местоположение систематических групп изменчиво в зависимости от принимаемых критериев для классификации, причем истинная естественная система заключается в мысленном соединении разных «частичных систем» в единое представление. Таким образом естественная система в понимании Hayata не является отражением пути исторического развития органических форм, как это представлял себе Дарвин; она, по Hayata, в сущности говоря, может только мыслиться. «Динамизм» у Hayata лишь в конструировании системы, но система сама не отражает объективного процесса развития, ибо он, по мнению Hayata, вообще отсутствует в природе.

Именно в этом и заключается основное credo воззрений Hayata. Будучи облечена в несколько подновленную форму, эта попытка «опровергнуть» дарвинизм в своем принципиальном существе подобна всем прошлым попыткам. Она также под видом «последнего слова науки» тянет нас назад, на старые додарви-

---

Однако в «Происхождении видов» эти проблемы разработаны значительно подробнее, что, очевидно, связано с тем опытом конкретной систематической работы, который ко времени написания «Происхождения видов» Дарвин приобрел благодаря своим монографическим исследованиям по систематике усоногих ракообразных. В дальнейшем, указывая страницы по т. III сочинений Дарвина (изд. Акад. Наук СССР), мы будем ссылаться как на оба предварительных очерка, так, в особенности, и на «Происхождение видов».

новские метафизические позиции. Она носит такой же реакционный характер. И в своей фактической основе она также беспочвенна, как и все то, что современная буржуазная наука до сих пор могла «противопоставить» великому учению Ч. Дарвина.

ЛИТЕРАТУРА

Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. Соч., т. 3, Изд. Акад. Наук СССР, 1939. — Еленкин А. А. О принципах классификации лишайников. Журн. Русск. бот. общ., XI, 3—4, 1926. — Еленкин А. А. О взаимоотношениях генеалогической и комбинативной систем на основе классификации лишайников. Журн. Русск. бот. общ., XIV, 3 (1929), 1930. — Керкис Ю. Я. Новейшая попытка использовать генетику против дарвинизма (Гериберт Нильсон). Усп. совр. биол., IX, 1, 1938. — Палибин И. В. Гериберт Нильсон в борьбе с дарвинизмом. Сов. бот., 1939, 6—7. — Полянский В. И. К вопросу о роли генетики в систематике растений. Сов. бот., 1936, 2. — Полянский В. И. Дарвин и проблемы систематики. Природа, 1838, 7—8. — Тимирязев К. А. Исторический метод в биологии. 1922. — Тимирязев К. А. Дарвинизм и селекция. Избранные статьи. Сельхозгиз, 1937a. — Тимирязев К. А. Значение переворота, произведенного в естествознании Дарвином. В книге: Ч. Дарвин, Происхождение видов. Сельхозгиз, 1937b. — Тимирязев К. А. Чарлз Дарвин и его учение. Сельхозгиз, 1937 (c). — Crow W. B. Phylogeny and the Natural System. Journ. of Genetics. XVII, 2 (1926) 1927. — Du Rietz G. E. The Fundamental Units of Biological Taxonomy. Svensk Bot. Tidskrift. 24, 3, 1930. — Hayata B. The Natural Classification of Plants according to the Dynamic System. Journ. Plant. Formos., X, 1921. — Hayata B. Succession in the Vegetation of Mt. Fuji and the Formulation of a New Theory, the Succession Theory, in Opposition to the Natural Selection Theory. Proc. Third Pan-Pacific Science Congr., Tokyo, 1926, II, 1928a. — Hyata B. The Succession and Participation Theories and their Bearings upon the Objects of the Third Pan-Pacific Science Congress. Proc. Third Pan-Pacific Science Congr., Tokyo, 1926, II, 1928b. — Hayata B. The Relation between the Succession and Participation Theories and their Bearings upon the Natural System. Proc. Third Pan-Pacific Science Congr., Tokyo, 1926, II, 1928c. — Hayata B. Ueber das «Dynamische System» der Pflanzen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., XLIL, 1931. — Krause K. Eine neue Form des natürlichen Systems. Die Naturwissenschaften. 1923, 4. — Lam H. J. Phylogenetic Symbols, Past and Present. Acta Biotheoretica, Series A, II, 3, 1936. — Nilsson Heribert. Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung Salix. Lunds Univ. Årsskr., N. F., 2, 14, 28, 1918. — Nilsson Heribert Salix laurina. Die Entwicklung und die Lösung einer mehr als hundertjährigen phylogenetischen Streitfrage. Lunds Univ. Årsskr., N. F., 2, 24, 6, 1928. — Verdoorn Fr. Bryologie und Hepatologie, ihre Methodik und Zukunft. Annales Bryologici, Suppl. Vol. IV, 1934.

ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИИ ПАРАЗИТИЗМА У ГРИБОВ[1]

Н. А. Наумов

(Сельскохозяйственный институт. Ленинград)

Многочисленные случаи возникновения новых заболеваний животных и растений, нередко отличающихся большой вредоносностью, дают исключительно богатый материал для углубленной работы над вопросом о возникновении паразитных свойств у их возбудителей и для последующих обобщений и сопоставлений. Автору пришлось принять участие в изучении одной новой болезни сельскохозяйственных животных, и среди многих возникавших во время такого изучения вопросов всегда доминирующим был вопрос, каким образом и откуда явилось данное заболевание. Попытки обоснованного ответа, как нам кажется, могут быть плодотворными только в том случае, если на развитие паразитных отношений между паразитом и хозяином мы будем смотреть с точки зрения эволюции того и другого.

К сожалению, мы не располагаем никакими прямыми данными для суждения о ходе эволюции всего раздела грибов в целом. Весьма скудными представляются и материалы по изучению происхождения отдельных представителей. Во всяком случае совершенно очевидным является то, что паразитические взаимоотношения складывались у различных представителей грибов каждый раз особо, в результате чего явилось приспособление грибов к определенным, но в массе крайне разнообразным живым субстратам из растительного и животного мира. Как на пример не только своеобразного субстрата, но и в высшей степени своеобразного использования его, можно указать на *Zoophagus insidians*, улавливающий в воде своим мицелием ротаторий, и на множество недавно открытых *Pythiaceae*, паразитов почвенных нематод.

Как в этих наиболее своеобразных и исключительных по своим проявлениям, так и в более обычных случаях паразитизма ход эволюции остается для нас неясным. Суждение о направлении процесса можно делать лишь на основании изучения конечных результатов. Но этот способ допускает существование многих ответов на поставленный вопрос о направлении развития.

Некоторые указания, облегчающие понимание того, где и как зарождалась у грибов способность к паразитическому образу жизни и в каком направлении изменялись основные и вновь приобретаемые особенности, можно получить из рассмотрения хода эволюции соответствующих хозяев и из оценки роли сопутствующих экологических условий.

I. Соображения о филогенетическом развитии самих хозяев

Эти обстоятельства изучены лучше всего применительно к ржавчинным грибам. Еще в 1904 г. Дитель (Dietel) писал: «Эволюция ржавчинных грибов и их переход на новые питающие растения из других семейств происходили, повидимому, всегда в смысле прогрессивного развития (fortschreitende Entwicklung) сосудистых растений, иными словами, если у того или иного ржав-

[1] Настоящая статья составлена по материалам одноименного доклада, прочитанного на Научной сессии Ленинградского сельскохозяйственного института 9 марта 1939 г., с учетом некоторых из наиболее существенных замечаний, отмеченных в прениях.

чинного гриба наблюдалась тенденция перенести свое развитие или часть его на другое растение, не близко родственное прежнему, то никогда при этом не поражались растения более старого геологического возраста, но всегда такие, которые произошли в более молодом или том же геологическом периоде». В 1914 г. он как бы обобщает свою мысль, говоря, что ржавчинные грибы эволюционировали приблизительно параллельно с их питающими растениями. Эта смелая и заманчивая мысль как бы наталкивает на еще более широкие обобщения, позволяя утверждать, что эволюция паразита и эволюция питающего растения всегда протекают в теснейшей связи. Как следствие отсюда должна была явиться невозможность для более молодых по происхождению паразитов развиваться на более древних (напр. хвойных, *Cycadeae* и пр.) растениях.

Все же отмеченная выше закономерность сохраняет силу, видимо, только для ржавчинных грибов (но здесь, как нетрудно видеть, она распространяется на все стадии развития, не исключая и эпидиальной стадии, притом даже для разнохозяйных видов)

Очень мало материала для ответа на поставленный вопрос имеется применительно к другим группам грибов. Хитридиевые — очень древняя группа, и для них верно то, что сам паразитизм столь же древнего, как и они сами, происхождения, но в то же время для них, как и для многих ржавчинных, характерно приспособление к ряду более молодых в филогенетическом смысле растений, притом, несомненно, в более позднее время.

Впрочем, обзор различных групп грибов в систематическом порядке под этим углом зрения вовсе не дает ответа на наш вопрос, так как паразитные и сапрофитные организмы представлены почти в каждой группе, за исключением немногих. К такому же малоплодотворному результату приводит и изучение филогенетической системы грибов: каждое ее разветвление, на ряду с сапрофитными представителями, объединяет и такие, которые в полной мере закрепили паразитические свойства. Следовательно, отсюда как бы вытекает, что эти свойства зарождались в различных группах независимо, в различные эпохи, следовательно, в различных условиях, а поэтому случаи возникновения паразитизма у предков ныне живущих грибов, так же как и у них самих, должны были быть очень многочисленными, а пути перехода от сапрофитизма к паразитизму — очень разнообразными.

Не ясно, какой способ питания у грибов — паразитный или сапрофитный — следует считать основным, первобытным. Но для некоторых грибов можно с уверенностью доказывать, что они эволюционировали в направлении паразитизма, а не наоборот; возникновение паразитизма у грибов явилось обстоятельством прогрессивным в том смысле, что оно способствовало процветанию вида.[1] То, что так часто совершается в нашу эпоху, когда гриб постепенно становится паразитом, имело, очевидно, место и на протяжении развития всего раздела грибов.

Нет ничего проще, как предположить, что сапрофитные предки какого-либо гриба, поселяясь на отмерших частях листа или ветви, в своем развитии доходили до границ отмерших тканей и вегетировали на границе с живой тканью. Отсюда в процессе естественного отбора могло выработаться приспособление к этим новым условиям, что давало грибу определенные преимущества, облегчая ему борьбу за существование, и в дальнейшем это приспособление имело все шансы на постепенное закрепление. Это — один из путей перехода к паразитному образу жизни, и путь настолько простой и прямой, что он должен был в тех или иных случаях, как нам кажется, осуществляться. Но если он представляется простым в своей схематической форме, то на самом деле, как всякий биологический процесс, он был достаточно сложен, так как он протекал не только в пределах одного индивидуума, но многих, притом в различное время, с тем или иным успехом и т. д. Примерно так обстоит дело со многими представителями родов *Cytospora*, и других. Возможно, что этим путем произошли виды

[1] О понятии биологического прогресса и путях его осуществления см.: Северцов. Главные направления эволюционного процесса. Биомедгиз., 1934

р. *Septoria* из соответствующих видов р. *Rhabdospora*; после того потомство их стало уже поселяться на живой ткани ветви или листьев (в случае *Septoria*). Наглядные примеры изменения сапрофитических свойств с постепенным переходом к паразитическим можно легко наблюдать у видов *Botrytis*, *Verticillium*, *Fusarium* и очень многих других. Во всех этих случаях следует видеть не простое приспособление, но коренную перестройку свойств организма с поднятием на высшую ступень.

Обилие примеров, которые могли бы подкреплять нашу мысль, делает всю гипотезу о возможных путях приобретения и закрепления паразитических свойств вполне приемлемой. Без всякой натяжки можно допустить возникновение паразитизма этим путем у видов р. *Pseudopeziza* (особенно при участии несовершенных стадий), у видов р. *Ustilentum* и др. В числе многих представителей р. *Hendersonia*, которые почти все живут в качестве сапрофитов на отмерших ветвях кустарников и древесных пород, известна *H. foliorum*, которая у Kilian и Likhité (1923) описывается как паразит листьев. Очень возможно, что и некоторые паразиты животных, из группы паразитов факультативных, таким же образом получили возможность произрастать на живом субстрате.

Могут, разумеется, наблюдаться и иные пути. Возникшие тем или иным путем и закрепившиеся паразитические свойства могут приводить к тому, что гриб в процессе своего развития приводит ткани хозяина к гибели, а затем продолжает на них свое развитие в качестве полусапрофитного организма (*Phytophthora*, некоторые *Chytridiales*, и др.).

Применительно к *Ramularia saprophytica* Bubák (1905), которая встречается на отмерших стеблях *Heracleum*, правильнее думать, как об этом говорят Kilian, а также Н. Н. Васильевский и Б. П. Каракулин, что сапрофитная фаза развития гриба подчинена паразитной, как это известно и для других некоторых видов, как, напр., для *R. levistici*.

Из числа паразитов животных известны такие, как, напр., *Syringospora* (*Candida*) *albicans*, которые в иных случаях показывают переход от паразитизма к сапрофитизму. Обратные случаи значительно более редки и не столь четки. Нам известен один такой случай, но о нем преждевременно говорить. Любопытно отметить, что многие копрофильные грибы, хотя и наблюдаются в кишечном тракте животных в виде вполне жизнеспособных спор, но случаев, которые могли бы быть названы транзиторными к паразитизму, мы среди них не знаем. Здесь уместно вспомнить о предположениях Е. С. Назаровой, которая полагает, что некоторые дерматофиты (*Trichophyton*) являются приспособившимися к новым условиям и в силу этого видоизменившимися грибами из р. *Fusarium*, однако остается неясным, к какой группе — сапрофитов или паразитов — следует отнести предполагаемых родоначальников этих *Trichophyton*.

Узловым вопросом всей поставленной здесь перед нами проблемы должен считаться следующий: что раньше складывалось — морфологические ли признаки, позволяющие различать грибы в том виде, как мы их знаем в настоящее время, или же признаки биологические, в частности — отношение к субстрату и возможность паразитизма.

Трудность решения этого вопроса зависит, главным образом, от того, что по причине исключительной малочисленности остатков, характеризующих строение и поведение грибов в предшествующие эпохи, мы не только не знакомы с эволюцией их паразитизма, но и с путями предшествовавшего их развития вообще. Нам приходится судить о грибах на основании того, что нам известно о них в настоящий момент.

Таким образом, исключая по необходимости из наших заключений фактор времени, мы часто оказываемся лишенными отправных точек, а это является причиной, в силу которой выводы могут оказаться недостаточно обоснованными. Такое положение характерно в одинаковой мере почти для всех групп грибов. Только о ржавчинных имеются высказывания Дителя (Dietel, 1904, 1914) и Траншеля (1927), разделяемые в основном всеми учеными о том, что паразитический образ жизни в той форме, как мы его знаем сейчас, т. е. со

специализацией различных стадий по различным растениям (разнохозяйность, гетерёция), являлся свойственным отдаленным предкам наших теперешних *Uredinales*. Нужно сказать, что, несмотря на чисто умозрительный характер этого вывода, он не встречает особых возражений. В отношении же всех прочих грибов их прошлое, в особенности их биологические особенности, представляются темными и неразгаданными. Таким образом нам вовсе неясно, могли ли существовать такие формы, которые, обладая тем же морфологическим обликом, как и ныне живущие, отличались от них по способу питания, или наоборот — не подверглись ли те или иные паразиты или сапрофиты, нам хорошо известные, каким-либо существенным изменениям в своей структуре и организации на протяжении если не всего своего филогенеза, то хотя бы в течение эпох, предшествовавших их детальному изучению. Недостаточность сведений в этой области препятствует и прогнозу в этом отношении: у нас весьма мало данных для того, чтобы предвидеть, в каком направлении пойдет эволюция той или иной группы в дальнейшем. Несомненным является только то, что у представителей тех групп, которые считаются морфологически лабильными (*Glaeosporium*, *Fusarium*), склонны варьировать в одинаковой мере как морфологические, так и биологические признаки; и обратно, представители морфологически стабильных групп являются более устойчивыми одновременно и в отношении специализации и степени своего паразитизма. Хотя нельзя дать точного ответа на вопрос о том, что́ складывалось раньше (на протяжении эволюции организма) — его морфологическая структура или его биологические и физиологические особенности, но можно с известной долей вероятия предположить, что свойство изменчивости не ограничивалось одной только стороной суммы признаков организма (только морфологией или только физиологией), но одновременно распространялось на все стороны его жизни.

Далее, нам кажется совершенно неоспоримым то, что пути и направления сдвигов в характере питания различных грибов не могли быть вполне одинаковыми. Способность к паразитизму вырабатывалась различно — у одних этот момент совпадал с возникновением организма, как вида, у других признак паразитизма вырабатывался постепенно, возможно, тем путем, который в качестве вполне реального был описан нами выше, но может быть и другими путями. Так как различные группы грибов возникали в различные эпохи, а условия на протяжении эпох, а тем более при смене их, были разными, то и полной однородности в путях эволюции ждать совершенно невозможно. Насколько действительно условия одной и той же географической области менялись во времени, показывает тот факт, что растительность в пределах нынешней Киевской области в прошлом имела чисто австралийский характер: здесь были представлены виды из родов *Banksia*, *Lomatia*, *Hakea*. Это происходило относительно недавно — в конце плиоцена, в неогеновый период третичной системы (Unger, Australien in Europa).

Соответственно этому и грибы, очевидно, испытывали влияние своеобразных условий того времени и также, вероятно, должны были быть представлены соответствующими формами. С другой стороны, различность условий в современную эпоху является, по всей вероятности, причиной того, что низшие *Uredinales* почти не имеют общих представителей в Америке и в Азии, несмотря на то, что общие хозяева здесь и там имеются (Траншель, 1927).

Таким образом мы считаем, что среди грибов обнаруживаются, во-первых, древние организмы, но с древним или более молодым паразитизмом, во-вторых,— более молодые организмы, у которых, соответственно, наблюдается проявление паразитизма более позднего времени. В связи с этим мы пытались дать перечень тех признаков, которые могут служить показателем более древней или более молодой приуроченности к паразитическому образу жизни. Нас интересовал данный вопрос как в отношении паразитов растений, так и паразитов животных, и мы пытались дать сводку признаков применительно к тому и другому случаю.

Признаки биологической (филогенетической) древности или молодости грибов в качестве паразитов растений

Признаки относительной молодости [1]	Признаки относительной древности [2]
1. Способность к сапрофитическому образу жизни.	1. Паразитизм более или менее облигатный.
2. Широкая, неустойчивая специализация.	2. Узкая, ограниченная и закрепившаяся специализация.
3. Отсутствие органотропности, т. е. способности заражать только определенные органы.	3. Хорошо проявленная органотропность.
4. Нечеткое гистологическое воздействие.	4. Четкое гистологическое воздействие, напр. воздействие гаусторий на ядро клетки.
5. Распространение мицелия происходит различными путями, нередко с последующим разрушением клеток хозяина.	5. Распространение мицелия происходит по определенным тканям, без разрушения клеток хозяина.
6. Отсутствие гаусторий.	6. Наличие дифференцированных гаусторий.
7. Различие в экологических особенностях растения и паразита.	7. Тождество или близость в экологии хозяина и паразита.
8 Незначительная географическая экспансия.	8. Значительная географическая экспансия

Признаки биологической (филогенетической) древности или молодости грибов в качестве паразитов животных

Признаки относительной молодости [1]	Признаки относительной древности [1]
1. Способность к сапрофитическому образу жизни.	1. Паразитизм более или менее облигатный.
2. Отсутствие специализации по видам питающих животных.	2. Строгая специализация по видам питающих животных.
3. Отсутствие органотропности (способности заражать только определенные органы или даже ткани).	3. Хорошо проявленная органотропность.
4. Пути проникновения в тело животного различны.	4. Путь проникновения в тело животного всегда один и тот же.
5. Дальнейшее распространение происходит различными путями, нередко с разрушением клеток хозяина.	5. При внедрении распространяется слабо и обычно не разрушает клеток хозяина.
6. Слабое антигенное действие.	6. Хорошо выраженное антигенное действие (имеются исключения).
7. Не образуют настоящих токсинов.	7. Образуют настоящие токсины.
8. Ареактивность со стороны хозяина.	8. Имеется реакция со стороны хозяина.
9. Несовпадение оптимальных температур для развития паразита с температурой тела хозяина.	9. Совпадение оптимальной температуры тела хозяина с температурой для развития паразита.

В приведенных двух таблицах мы особое внимание обращаем на признак органотропности, придавая ему большое значение. Применительно к грибам — паразитам растений — оттеняем также то обстоятельство, что организмы из более древних групп, с давно сложившимися и потому прочными и постоянными взаимоотношениями с питающим растением, никогда не нарушают целости его тканей, и сам паразитизм их носит в значительной мере оттенок симбиоза.

Во всяком случае из всего сказанного выше можно вывести заключение, что паразитизм у многих грибов — основной, первичный, имеющий ту же давность, как и соответствующий гриб, примером чего могут служить *Plasmodiophorales*, *Exoascaceae*, возможно — *Peronosporales*, *Erysiphales*; у других же он — вторичный, благоприобретенный на протяжении филогенеза данной группы или ее отдельных представителей (*Mucorales*, в том числе и облигатные паразиты из этой группы). *Discomyceteae* — группа, наиболее «безнадежная» в смысле паразитизма; многие *Deuteromyceteae*, как *Phyllosticta*, *Ascochyta*, *Graphium*, *Septoria*, *Coniothyrium* и мн. др.

[1] Наличие всех признаков одновременно не обязательно

II. Соображения о роли сопутствующих экологических условий в эволюции паразитизма грибов

В борьбе за существование только те грибы могут рассчитывать на успех в жизненной конкуренции со сходными с ними по физиологическим особенностям организмами, которые наиболее приспособлены к расселению, охвату территории. Поэтому весьма значительна роль тех приспособлений, с помощью которых осуществляется интенсивное распространение мицелия (столоны) или расселение спорангиев и спор (механизм отбрасывания аскоспор и базидоспор). Самое использование воздушной среды осуществляется поэтому наиболее полно у аскомицетов и почти в такой же мере у базидиальных грибов. Но, на ряду с большими преимуществами, возникающими благодаря наличию соответствующих механизмов, в этом же направлении действует и другой фактор — экологические условия. Нетрудно видеть, что преимущество в деле расселения всегда будет на стороне тех форм, которые паразитируют не на травянистой, а на древесной растительности. Мы в другом месте уже писали о том, что далеко не случайно наибольшая роль эцидиальной стадии наблюдается у тех видов ржавчины, паразитирующих на злаках, эцидии которых возникают не на травянистых растениях, но на кустарниках (*P. coronifera*, *P. graminis*). Этот же пример ржавчинных грибов, но взятый в несколько более широком масштабе, позволяет притти к некоторым интересным сопоставлениям. Так, возьмем *Eu-* и *Opsis*-формы, встречающиеся в пределах СССР, и произведем подсчет их по группам следующего содержания.

1) Виды с эцидиями на деревянистых растениях и телейтоспорами на травянистых (включая виды *Coleosporium* на *Ericales*).

2) Виды с эцидиями на травянистых растениях и телейтостадией на деревянистых.

3) Виды с теми и другими на травянистых растениях.

4) Виды с теми и другими на деревянистых растениях, включая сюда виды однохозяйных и разнохозяйных паразитов.

Полученные при таком подсчете цифры — 47, 22, 110 и 30 — как будто не подтверждают предположения о большом значении экологического момента как фактора, облегчающего расселение, а тем самым и создающего известные преимущества одним формам в противовес другим. Но такое заключение было бы неверным, и в этих цифрах нельзя не видеть закономерности именно экологического характера. Анализ полученных данных говорит лишь о том, что грибы, развивающиеся в высоких ярусах, не имеют абсолютного преимущества перед теми, которые завершают цикл своего развития в нижнем ярусе, в пределах травяного покрова, но это наводит на мысль о том, что фактором доминирующего значения является не высота места над поверхностью почвы, где происходит спорообразование, а нечто другое. Мы не сомневаемся в том, что доминирующее значение нужно приписать степени влажности, без повышения которой до 100%, а подчас и до конденсации воды в капельножидкое состояние, у ржавчинных и многих других грибов не происходит прорастания спор. Действительно, грибы, паризитирующие в пределах кроны деревьев, получают влагу почти исключительно в виде дождя, тогда как те, которые живут на травянистой растительности, дополнительно к дождю получают (притом значительно чаще) и росу. Следовательно, отсюда можно сделать вывод, что основными моментами, определяющими успех развития грибов, являются не те, которые обеспечивают быстрые темпы миграции, но те, которые обеспечивают интенсивность размножения. Иными словами, положительным фактором в эволюции грибов является не столько возможность к широкому расселению, сколько массовость размножения. Это обстоятельство весьма характерно для развития грибов, и этим приходится объяснять крайнюю замедленность в расселении грибов естественным путем. К последней теме мы постараемся рано или поздно вернуться особо, но сейчас заметим, что, несмотря на наличие большого числа благоприятных моментов для интенсивного распространения гриба, оно фактически происходит относи-

тельно медленными темпами, за исключением тех случаев, когда в этом участвует человек.

III. Плеоморфизм грибов и его значение в эволюции паразитизма

Исключительно широко представленное свойство большинства грибов иметь в цикле развития по несколько различных стадий развития не могло не наложить отпечатка на ход эволюции паразитизма. Значение плеоморфизма стоит в прямой зависимости от численности случаев сложного цикла развития, но правильность этого утверждения рельефно подчеркивается тем, что число отмеченных случаев плеоморфизма растет на наших глазах. Так, буквально несколько дней тому назад были опубликованы наблюдения Helen Johnson над *Diplodia zeae*, у которой была обнаружена склероспоровая стадия (со спорами, подобными таковым у *Rhabdospora*) (Phyt., 1939, I, p. 67—71).

Такая широкая плеоморфность организма во время завершения им цикла развития не могла оказаться неиспользованной в процессе эволюции, так как если в течение этого процесса обозначаются, проявляются и закрепляются какие-либо новые особенности, приводящие к возникновению новых морфологических или биологических форм, то у плеоморфных организмов для этого гораздо больше возможностей, так как в природе каждая стадия такого плеоморфного гриба ведет себя совершенно самостоятельно, на правах особой биологической единицы, испытывая воздействие условий крайне своеобразно, в соответствии с особенностями самой этой отдельно взятой стадии. Случаи такой плеоморфности множатся на наших глазах, по мере того как расширяется круг исследованных в этом отношении форм. При значительной изменчивости гриба, распространяющейся также и на специализацию, возможно ожидать появления самых различных градаций в отношении к субстрату и появления промежуточных звеньев — от сапрофитизма к паразитизму. Отсюда возникли такие случаи, когда часть цикла развития протекает в качестве сапрофита в одних условиях, другая часть — в качестве паразита в других условиях. Хотя зарегистрированных случаев гетерэции, в связи с переменой типа питания по стадиям, мы и не знаем, можно допустить, что в иных случаях сапрофитный отрезок цикла развития протекал на иных растениях, нежели паразитный отрезок. Во всяком случае такие формы, как *Venturia*, *Nectria* с их конидиальными стадиями и многие другие, должны были произойти таким путем. Под этим углом зрения вполне реальными и обещающими становятся поиски разнохозяйных сапрофитных грибов.

Имеются ли у нас какие-либо данные для суждения не только об относительном, но и об абсолютном возрасте паразитных грибов? Лучшим критерием был бы, разумеется, критерий палеомикологический, но сама эта наука не существует, в связи с чем отсутствует или имеется крайне недостаточно вещественных материалов. В то время как для многих групп растительных организмов ископаемые остатки известны в изобилии и это позволяет приходить к выводам и обобщениям, остатки грибов, жителей прежних геологических периодов, весьма малочисленны, и количество их недостаточно для самых основных заключений. В связи с этим возникает ряд вопросов, остающихся без ответа. К числу таких относятся, напр., следующие: в какую эпоху зародились головневые грибы? Почему, при почти аналогичной структуре их спор с таковой у телейтоспор ржавчинных, споры головневых грибов в ископаемом состоянии неизвестны? Очевидно, дело не в плохой сохраняемости их; пыльца высших растений едва ли представляется более стойкой, между тем по присутствию пыльцы, как известно, можно делать весьма обоснованные заключения о характере и составе флоры высших растений в прошлые геологические периоды. Едва ли также препятствием к успешному сохранению их послужила большая распыляемость — это свойство в одинаковой мере принадлежит и пыльце. В общем, абсолютный возраст столь распространенной группы, как головневые грибы, нам неизвестен. В отношении ржавчинных грибов дело обстоит несколько лучше, но и здесь

имеются неразрешенные вопросы. Авторитеты в этой области, В. А. Траншель и Дитель, полагают, что предки нынешних ржавчинных должны были начать свое развитие на папоротникообразных или на мхах, но первые листостебельные мхи появились очень поздно — лишь в четвертичном периоде, когда настоящие ржавчинные, тождественные с ныне живущими формами, уже давно встречались (есть находки эцидиев из эоцена).

Малочисленность данных об эволюции грибов является основной трудностью в вопросе о происхождении и эволюции паразитизма у них.

ВЛИЯНИЕ ВЫСУШИВАНИЯ НА *SACCHAROMYCES CEREVISIAE*, ИХ РАЗВИТИЕ, ИЗМЕНЧИВОСТЬ И РАСООБРАЗОВАНИЕ

М. А. Литвинов

(Ботанический институт Академии Наук СССР)

ВВЕДЕНИЕ

Существует общепринятое представление, что дрожжи, в процессе круговорота в природе могут быть подвержены значительному высушиванию.

Исходя из общего значения, которое может иметь высушивание для «биосистемы веществ» (живая система веществ), мы поставили себе задачей проследить влияние высушивания на строение, развитие, изменчивость, расообразование, а также размножение и брожение дрожжей.

Кроме общебиологического значения, мы также учитывали, что проблема высушивания дрожжей является актуальной для бродильной промышленности. Высушивание становится теперь одним из главных производственных средств консервирования и сохранения различных дрожжей как винокуренных, так и хлебных.

ЛИТЕРАТУРНЫЕ ДАННЫЕ

Первые опыты по высушиванию дрожжей относятся к концу XVIII в. В 1771 г. Антонин Белонубек (1) впервые открыл метод сохранения дрожжей в высушенном состоянии. Последующие исследования в этом направлении проводились значительно позже, приблизительно в середине XIX в. К этому периоду относятся исследования Каньяра Латура, Баллинга, Пастера, Кайзера и др.

Каньяр Латур (2) в своем руководстве в 1838 г. указал, что дрожжи, высушенные при обыкновенной комнатной температуре или при низких температурах, могут долго сохраняться. Баллинг (3) в 1845 г. сообщил, что ему удавалось сохранять дрожжи при помощи сахара, древесного и костного угля. В 1876 г. Л. Пастер (4) указал, что дрожжи, высыхая и даже превращаясь в пыль, не утрачивают под влиянием высушивания своей способности к размножению. По его мнению, дрожжи, подобно спорам плесеней и цистам некоторых инфузорий, могут сохранять свою способность к размножению и в пыли воздуха.

Пастер также наблюдал, что дрожжи, смешанные в ступке с гипсом, сохранялись при 20° в течение 3 мес. При засеве их на сусло они снова проявляли признаки брожения, хотя начало их размножения было задержано. Дрожжи, подвергнутые высушиванию более 7 мес., лишь через две недели после посева на питательную жидкость начали бродить. Под микроскопом дрожжи попрежнему не отличались от исходных дрожжей. Но через $10^1/_2$ мес высушивания эти дрожжи уже не бродили. Клетки имели очень старый вид и не почковались. Винные дрожжи по методу Пастера могли сохраняться свыше 7 мес.; при высушивании способность их к размножению с течением времени понижалась. Брожение наступало лишь через неделю, тогда как до высушивания дрожжи при тех же условиях начинали бродить уже через 2—3 дня. Высушенные по Пастеру дрожжи всегда сохраняли свою видовую характеристику, особенно дрожжи верхнего брожения. Изменения у дрожжей вследствие высушивания Пастер не отмечал.

Кайзер (5) в 1889 г. пришел к выводу, что различные виды дрожжей обладают различной устойчивостью к высушиванию. Так, напр., чистая культура дрожжей из Augustiner Flaschenbier погибает от высушивания при комнатной температуре в течение непродолжительного времени. Точно так же погибали дрожжи Champagne Hefe и *Saccharomyces lactis* Duclaux, в то время как дрожжи *Saccharomyces lactis* Adametz не погибали даже при температуре в 118° (?).

Далее Кайзер пишет, что «в то время, когда вегетативная клетка из чистой культуры Augustiner Hefe не переносит высушивания при обычной температуре, клетки, полученные из предварительно нагретых спор до 116°, приобрели способность легко переносить высушивание».

По его же сообщению (6), винные, споровые дрожжи сохраняются после года высыхания; при этом он указывает, что большинство из них не могло размножаться на всех питательных жидкостях, на которых они раньше до высушивания свободно развивались. Кайзер (7) провел исследования над дрожжами винограда, также высушенными на воздухе (на солнце) и затем сохранявшимися в жестяных коробках, но уже без доступа воздуха. Дрожжи эти сохраняли свою жизнеспособность не более 3 лет. К более поздним работам по этому вопросу (конец XIX в.) можно отнести большие экспериментальные исследования Ганзена, Клёккера и Виля. Ганзен и Клёккер (8) проводили сушку дрожжей в Карлсбергской лаборатории на фильтровальной бумаге и на платиновой проволоке. Они показали, что у различных дрожжей устойчивость к высушиванию различна. Так, высушенные на фильтровальной бумаге *Saccharomyces cerevisiae* после $4^1/_2$ мес. оставались живыми, после 5 мес. погибали, в то время как дрожжи *Saccharomyces ellipsoideus* после 1 года оставались еще живыми.

В 1895 г. Н. Виль в своей обширной работе о высушивании дрожжей (9) выявил ряд положений: 1) вегетативные дрожжевые клетки менее устойчивы, чем споры дрожжей; 2) молодые клетки более устойчивы к высыханию, чем старые; 3) сильное ослабление клеток, высушиваемых при высокой температуре, связано с быстрой тратой ими запасных веществ (гликогена) вследствие ускоренного, энергичного дыхания. Он особо отмечает немаловажную роль (в сохранении жизнеспособности) расположения дрожжей при высушивании, т. е. лежат ли они толстым или тонким слоем. Имеет также значение возраст клеток. Так, старые плазмолизирующие, а также клетки с начальными признаками разрушения значительно менее устойчивы к высушиванию, нежели молодые клетки. Чем скорее наступает высушивание, тем слабее действует на них высокая температура. Виль высушивал дрожжи с различными индифферентными веществами: инфузорной землей, асбестом, гипсом, углем и фильтровальной бумагой. Инфузорная земля, асбест и уголь применялись им в виде мелко истолченного порошка. При этом лучшей примесью, способствующей сохранению сухих дрожжей, оказалась древесина (Holzstoff) проба № 13. Виль отметил, что клетки, содержащие в высушенном состоянии 7—12% воды, могут сохраняться до 9 лет. Эти клетки способны не только сбраживать сусло, но и размножаться. Низкие температуры, колеблющиеся в пределах от 0 до 5°, способны дольше сохранять жизнеспособность дрожжей; высокая температура, наоборот, сокращает срок сохранения дрожжей. Прекращение доступа воздуха, низкое содержание воды значительно удлиняют сроки сохранения.

Геннеберг (10) получил хорошие результаты, примешивая к дрожжам при сушке сухой торфяной мох. Вообще же он считает, что можно отбросить всякие примеси, будь то древесина, древесный уголь и пр., при условии, если перед сушкой тщательно развести прессованные дрожжи настолько, чтобы каждая дрожжевая клетка лежала свободно от других, и производить сушку при обычной температуре и при обильном притоке воздуха. Геннеберг, так же как и Виль, указывает, что старые культуры менее устойчивы к высушиванию, чем молодые, и что одни расы дрожжей устойчивее других. Геннеберг далее отмечает на необходимость производить периодически поверочные опыты для выяснения пригодности данных сухих дрожжей для практических целей. В качестве одного из таких методов проверки годности он рекомендует производить окраску сухих дрожжей слабым раствором (1 : 10 000) метиленовой синьки; при этом быстро окрашиваются мертвые клетки, хотя Геннеберг отмечает, что многие живые, сильно сморщенные клетки, лишенные вакуолей, также могут окрашиваться.

Геннеберг считает, что в этом отношении оправдывает себя наблюдение за почкованием клетки в капле питательного раствора. Автор наблюдал у различных рас высушенных дрожжей почкование клеток от 10 до 31%. Далее он считает наиболее благоприятным для сохранения дрожжей сушку до содержания 9% воды.

Ряд работ последнего времени показал, что дрожжи как непосредственно после обработки спиртом, эфиром, ацетоном, так и после сушки сохраняют способность прорастать после засева. Сухие дрожжи, обработанные ацетоном и эфиром, служили для Бухнера (11) в 1903 г. доказательством внеклеточного брожения. Бухнер утверждает, что сухие дрожжи есть не что иное, как смесь убитых клеток, но сохранивших зимазу. Однако работами С. П. Костычева (12) показано, что брожение бухнеровского зимина (обработанных сушеных дрожжей) на сахаре может быть отнесено за счет деятельности находящихся в указанном препарате живых клеток. Необходимо отметить, что мертвые клетки в общей массе высушенных дрожжей не остаются совершенно индифферентными в процессе брожения. Они играют стимулирующую роль в брожении, которое вызывается оставшимися в препарате живыми дрожжевыми клетками. Существование же живых клеток было обнаружено и в сухих дрожжах, обработанных по известному способу Лебедева.

В 1926 г. Абдергальден (13), на основании своих исследований, пришел к выводу, что брожение, вызываемое лебедевским препаратом сухих дрожжей, — чисто биологический процесс, обусловленный присутствием в этом препарате живых клеток дрожжей. Это же доказал Соботка (14), заявивший, что в обезвоженных (сухих) дрожжах после обработки спиртом или ацетоном остается некоторая часть клеток, которые при благоприятных условиях могут прорасти.

Из данных этих авторов можно сделать вывод, что в препаратах сухих дрожжей, способных вызвать брожение, всегда удается обнаружить жизнеспособные клетки.

По вопросам о степени сохранения сухими дрожжами бродильной способности и о степени сохранения способности прорастать на различных питательных средах имеются следующие данные.

Мирбек и Эйлер (15) нашли, что при осторожной сушке (прессованные дрожжи протирались через металлические сита на большие стеклянные пластинки и сушились при 33° с проду-

ванием тока сухого воздуха) у высушенных дрожжей может сохраняться до 67% бродильной силы свежих дрожжей. В силу такого высокого сохранения бродильной силы, Эйлер и Бартель (16) приходят к выводу, что брожение могут вызывать дрожжевые клетки, не способные к прорастанию. Из работ Красильникова (17) также видно, что высушивание дрожжей при 40° около в $2^1/_2$ раза уменьшает бродильную способность сушеных дрожжей. Работы проф. Н. Н. Иванова и Ф. Л. Трейниной (18) доказано, что у высушенных дрожжей можно добиться потери всего лишь 25% бродильной способности от свежих дрожжей. Для достижения такого результата проф. Иванов считает первым условием — производить сушку лишь молодых и сильных дрожжей.

По вопросу о степени сохранения способности к прорастанию в литературе также имеются различные сведения. С одной стороны, Мирбек и Эйлер нашли, что 90,9% клеток потеряли способность прорастать. Далее Эйлер и Бартель приводят, что только $^1/_{10}$ часть дрожжевых клеток способна прорастать на сахарной мясопептонной желатине.

У Красильникова, высевавшего высушенные дрожжи на сусло-желатину, высушенные дрожжи дали 5500 колоний, а контрольные — 120 000 колоний.

Н. Н. Иванов, со своей стороны, несколько иначе подошел к изучению данного вопроса. Он исследовал количество колоний дрожжей, развивавшихся на сусло-агаре: 1) до брожения и 2) после 2-часового брожения в 10% растворе сахарозы. Высушенные дрожжи после 2-часового пребывания в растворе сахарозы прорастают при посеве на сусло-агар почти в одинаковом количестве с контрольными дрожжами, не подвергавшимися высушиванию.

Приведенные выше материалы исчерпывают почти все имеющиеся до настоящего времени основные литературные данные по высушиванию дрожжей.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ НАБЛЮДЕНИЯ

Культура дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* (раса XII) была получена из музея Микробиологического института Академии Наук СССР. Она была в свое время выделена из одной клетки, но, несмотря на это, перед началом наших опытов мы ее вновь выделили из одной клетки.

Высушивание дрожжей происходило на стекле и фильтровальной бумаге в следующих условиях: 1) в термостате при 25°; 2) в эксикаторе с хлористым кальцием при 25°; 3) в разреженной атмосфере (давление 18 мм ртутного столба) при 25°; 4) в термостате при 32°.

Перед высушиванием на стерильные покровные стеклышки и небольшие кусочки стерильной фильтровальной бумаги наносились тонко-градуированной пипеткой небольшие капельки (0,2 см³) сильно разведенной в стерильной воде культуры дрожжей с сусло-агара. Разведение эмульсии (подсчет клеток в камере Тома) было таково, что каждая дрожжевая клеточка размещалась на стекле или фильтровальной бумаге отдельно, а не группами. Последнее обстоятельство очень важно, так как группы клеток образуют маленький комочек, и для клеток, находящихся в середине комочка, при высушивании создаются иные условия. После того как капельки, нанесенные на стекла, высохли, мы окрашивали несколько препаратов слабым водным раствором метиленовой синьки и под сильным увеличением микроскопа (Лейтц, окуляр 4, объектив 7) проверяли, насколько каждая клетка расположена отдельно от других.

Стеклышки и фильтровальные бумажки с нанесенными на них капельками дрожжевой эмульсии помещались в различные вышеперечисленные условия. Капельки эмульсии дрожжей высыхали в вакууме через 10 минут, в эксикаторе с хлористым кальцием через 20—25 минут, в термостате при температуре 25° через 30—40 минут и в термостате при температуре 32° в течение 20—25 минут.

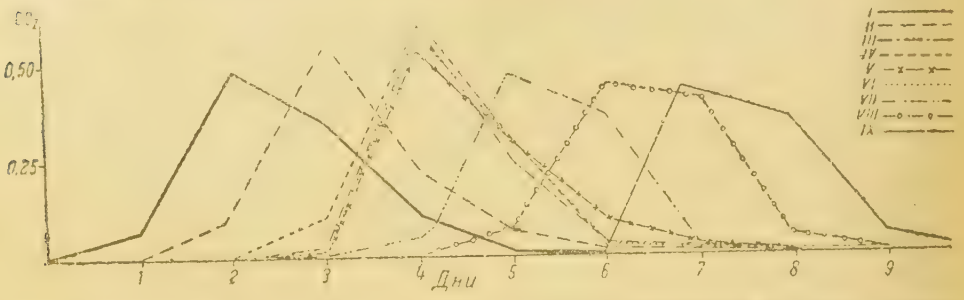
Изучение влияния высушивания на физиологические функции дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* (XII).

Первой задачей нашего опыта было выяснить влияние высушивания в различных условиях на способность дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* сбраживать пивное сусло.

Для этого покровные стеклышки с высушенным на них очень тонким слоем дрожжей переносились через различные сроки в эрленмейеровские колбочки с пивным суслом, снабженные бродильными затворами. Наблюдение за ходом брожения велось путем ежедневных взвешиваний для определения потери веса

колбочек. Опыты брожения сусла проводились при определенных условиях, а именно брались одинаковые колбочки с 50 см³ сусла (Балл. 7°, pH 5.8—6.0) в термостате при температуре 25°.

На фиг. 1 представлены кривые, показывающие начало и ход брожения сусла, вызванного высушенными на стекле в различные сроки дрожжевыми клетками. Сушка дрожжей происходила в термостате при 23—25° С.



Фиг. 1. Кривые хода брожения пивного сусла, вызванного высушенными на стекле с разной продолжительностью дрожжевыми клетками *Saccharomyces cerevisiae* (XII).
I — контроль; высушивание: *II* — 1 сут., *III* — 2 сут., *IV* — 3 сут., *V* — 5 сут., *VI* — 10 сут., *VII* — 25 сут., *VIII* — 50 сут., *IX* — 75 сут.

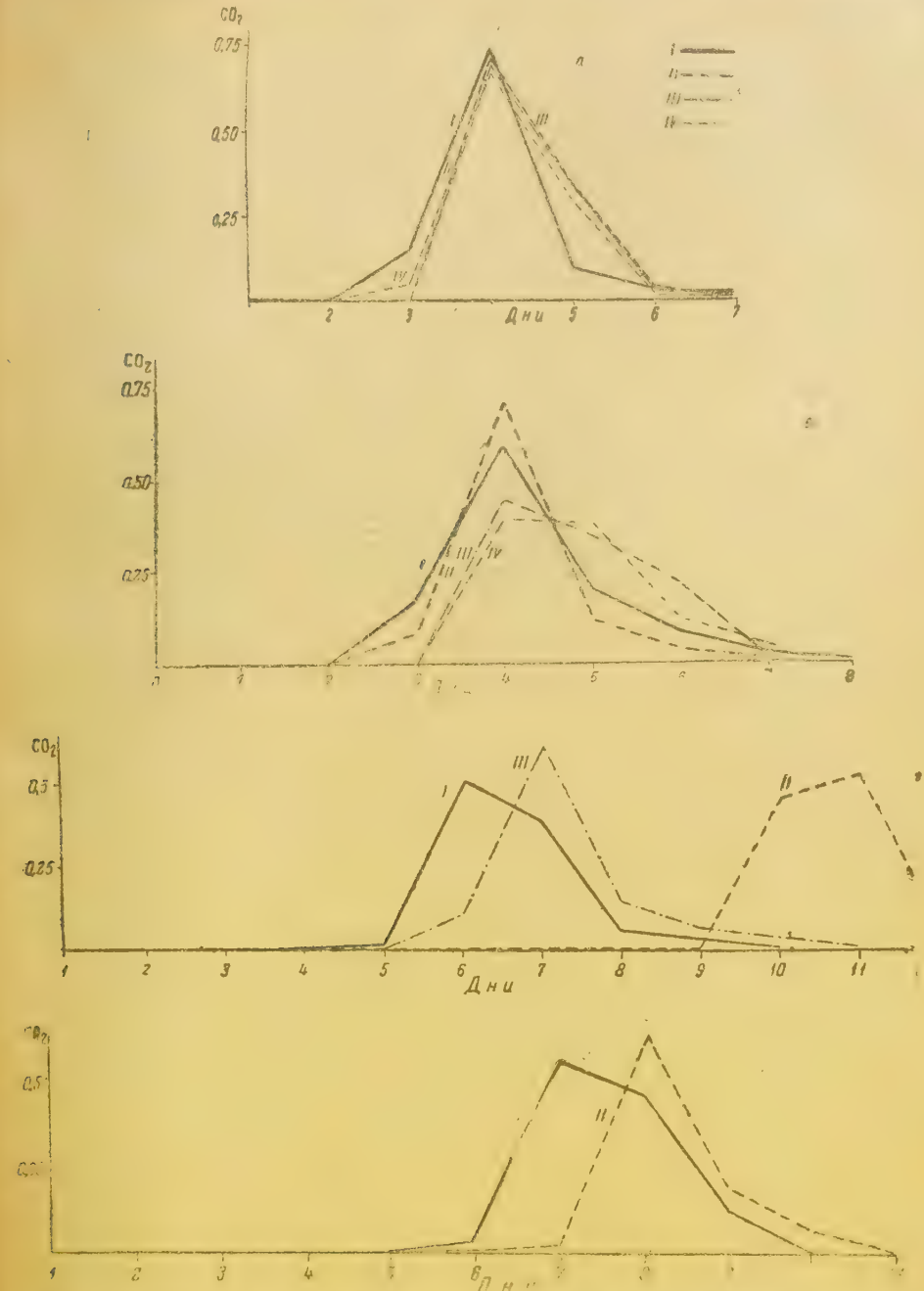
Как видно из фиг. 1, дрожжи, перенесенные в сусло после односуточного высушивания, начинают забраживать на вторые сутки; дрожжи, сушившиеся от 2 до 10 сут., забраживают на третьи сутки; подвергнутые высушиванию до 25 сут. — на четвертые сутки и, наконец, дрожжи, высушенные в течение 75 сут., вызывают забраживание сусла лишь на шестые сутки.

На фиг. 2 приводятся данные относительно дрожжей, высушенных при тех же условиях, но на фильтровальной бумаге. Как видно из кривых (фиг. 2), дрожжи, высушенные в течение 1—3 дн., начинают сбраживать сусло в первые сутки; сушеные от 5 до 10 дн. — на вторые сутки; сушеные 25 дн. — на третьи

Фиг. 2. Начало и ход брожения пивного сусла, вызванного высушенными на фильтровальной бумаге с разной продолжительностью дрожжевыми клетками *Saccharomyces cerevisiae* (XII).
Высушивание: *I* — 1 сут., *II* — 3 сут., *III* — 5 сут., *IV* — 10 сут., *V* — 25 сут., *VI* — 50 сут.

сутки; сушеные 50 дн. — на четвертые сутки; сушеные 75 дн. — на пятые сутки. Эти данные выведены (среднее) из четырех опытов. Сравнивая обе кривые (*I* и *II*), можно сделать вывод, что дрожжи, высушенные на фильтровальной бумаге, способны сбраживать сусло несколько ранее, чем дрожжи, высушенные на стекле.

Следующие наши исследования были направлены к сравнительному изучению влияния высушивания на дрожжи при следующих условиях: 1) в термо-



Фиг. 3. Кривые хода брожения пивного сусла, вызванного дрожжевыми клетками *Saccharomyces cerevisiae* (XII), высушенными на стекле с разной продолжительностью и в различных условиях.

Дрожжи, высушенные в течение: *а* — 5 сут., *б* — 15 сут., *в* — 50 сут., *г* — 75 сут.; дрожжи, высушенные: *I* — в термостате при 25°, *II* — в вакууме при 25°, *III* — в эксикаторе с хлористым кальцием, *IV* — в термостате при 32°.

стате при 25°; 2) в разреженной атмосфере (давление 18 мм); 3) в эксикаторе с хлористым кальцием; 4) в термостате при 32°.

Условия опытов остались прежними. Сбраживалось сусло 7° Балл., pH 5,8—6,0.

Высушивание дрожжевых клеток производилось также на покровных стеклах и на фильтровальной бумаге.

Кривые на фиг. 3 *а*, *б*, *в*, *г* показывают влияние на брожение дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* после 5-, 15-, 50- и 75-суточного высушивания их на стекле в перечисленных выше условиях.

Как видно из кривой (фиг. 3, *а*), забраживание сусла у дрожжей, высушенных в течение 5 сут. при температуре 25 и 32°, наступает на вторые сутки, а в остальных случаях — на третьи сутки. 15-суточное высушивание дрожжей в различных условиях уже резко и различно влияет на способность дрожжей сбраживать сусло (фиг. 3, *б*). Так, начало забраживания сусла дрожжами, высушенными в обычных условиях, т. е. в термостате при температуре 24—25° и в вакууме при температуре 25°, наступает на третьи сутки, достигая на четвертые своего максимума. Забраживание сусла при применении дрожжей, высушенных в эксикаторе с хлористым кальцием и в термостате при 32°, наступает на четвертые сутки, т. е. на сутки позже по сравнению с дрожжами, высушенными при температуре 25° и в вакууме при температуре 25°, причем брожение идет менее интенсивно. Максимум этих брожений не достигает максимума брожений, вызываемых дрожжами, высушенными в термостате при 25° и в вакууме при 25°.

При 50-суточном высушивании дрожжи, высушенные в условиях вакуума, потеряли способность размножаться и вызывать брожение сусла (фиг. 3, *в*). Дрожжи, высушенные в обычных условиях в термостате при температуре 25°, на пятый день вызвали брожение; дрожжи, высушенные в условиях эксикатора с хлористым кальцием, вызвали брожение сусла лишь на десятые сутки; дрожжи, высушенные в термостате при 32°, начали сбраживать сусло на шестые сутки.

75-суточное высушивание показало следующее: дрожжи, высушенные в термостате при 25°, начинают сбраживать сусло на шестые сутки, причем брожение у них пониженное и кривая брожения поднимается относительно невысоко и затем постепенно падает (фиг. 3, *г*).

Дрожжи, высушенные при температуре 32°, начинают медленно сбраживать сусло на седьмые сутки, максимума брожение достигает на восьмые сутки, после чего кривая брожения падает. Клетки, высушенные в вакууме и в эксикаторе с хлористым кальцием, не дали брожения в течение 15 дн.

Последующие наши опыты были направлены к изучению влияния на брожение дрожжей после их сушки на фильтровальных бумажках при тех же четырех условиях.

Кривые на фиг. 4, *д*, *е*, *ж*, *з* показывают влияние на брожение дрожжей 5-, 15-, 50- и 75-суточного высушивания их на фильтровальных бумажках после 5-суточного высушивания.

Как это видно из кривых брожения (фиг. 4, *д*), дрожжи, высушенные в обычных условиях (в термостате при температуре 25°), вызывают брожение в первые сутки, т. е. на сутки раньше нежели дрожжи, высушенные в вакууме, в эксикаторе с хлористым кальцием и высушенные в термостате при температуре 32°.

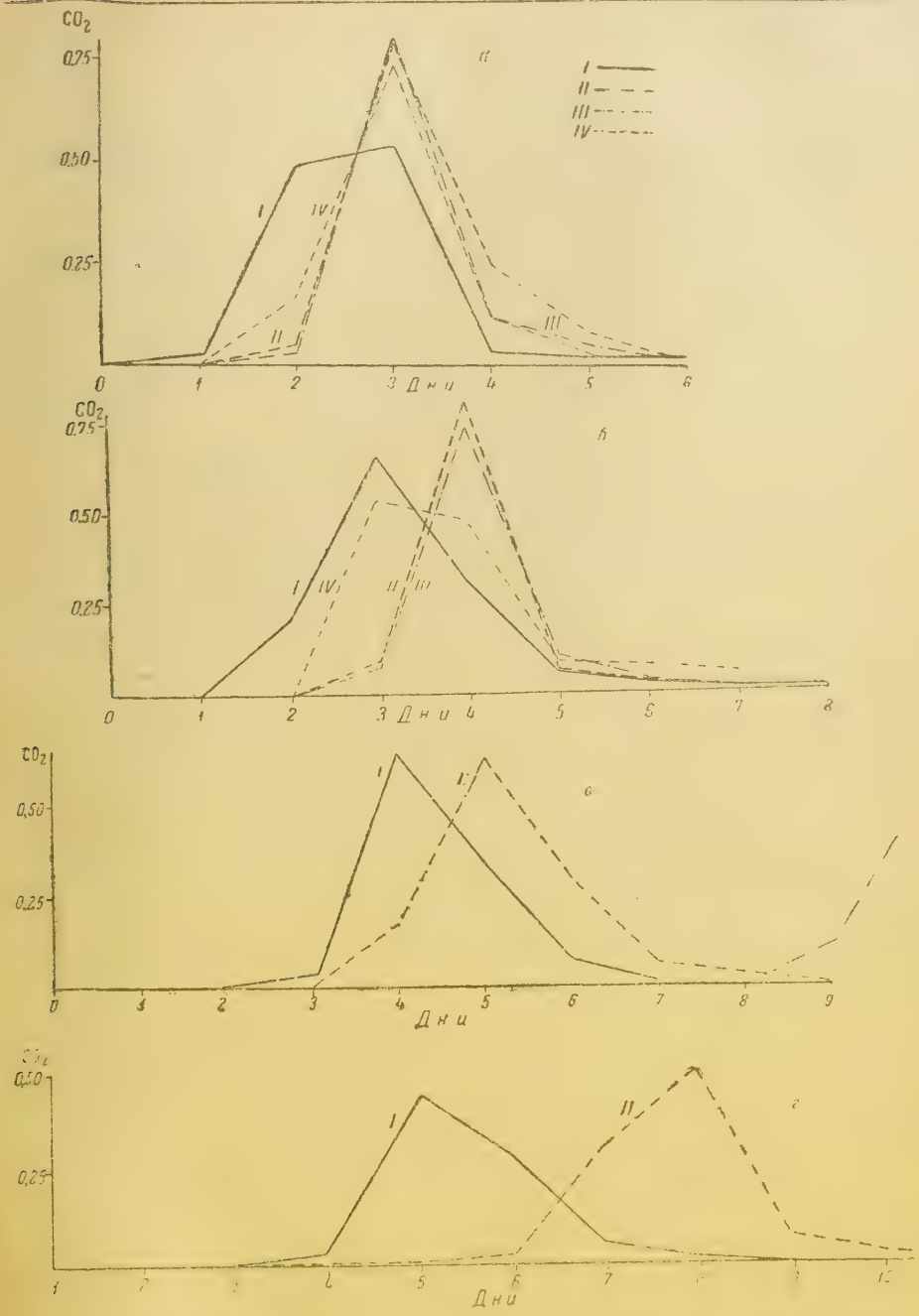
Сбраживание сусла дрожжами, высушенными в течение 15 сут. в различных условиях на фильтровальных бумажках, показало, что условия высушивания играют здесь еще большую роль, чем при высушивании на стекле.

Так, сбраживание сусла дрожжами, высушенными в обычных условиях в термостате при температуре 25°, наступает на второй день, достигает максимума брожения на третьи сутки и затем постепенно падает; дрожжи, высушенные в условиях вакуума и эксикатора с хлористым кальцием, начинают сбраживать сусло только на третий день, и брожение достигает максимума на четвертые сутки, резко падая на пятые сутки; дрожжи, высушенные в термостате при 32°, также начинают сбраживать сусло на третий день, но кривая брожения у них, в отличие от предыдущих кривых, поднимается не так высоко. Будучи ниже всех кривых брожения, она держится на невысоком уровне в течение одних суток, после чего резко падает вниз (фиг. 4, *е*).

50-суточное высушивание на фильтровальной бумаге показало, что дрожжи, высушенные в термостате при температуре 25°, начали бродить на третьи сутки, причем брожение достигло максимума на четвертые сутки; дрожжи, высушенные в термостате при температуре 32°, начали забраживать сусло на четвертые сутки, достигая максимума лишь на пятые сутки; дрожжи, высушенные в эксикаторе с хлористым кальцием, вызывали забраживание сусла лишь на девятые сутки (фиг. 4, *ж*).

После 75-суточного высушивания дрожжи, высушенные в термостате при 25°, начинают сбраживать сусло лишь на четвертые сутки (фиг. 4, *з*), брожение достигает максимума на пятые сутки; дрожжи, высушенные при температуре 32°, начинают сбраживать только на шестые сутки, максимум брожения — на восьмые сутки. Дрожжи, высушенные в вакууме и в эксикаторе с хлористым кальцием, также как высушенные на стекле, брожения не вызывали в течение 17 дн.

Повторные опыты дали результаты, совпадающие с полученными ранее.



Фиг. 4. Кривые хода брожения пивного сусла, вызванного дрожжевыми клетками *Saccharomyces cerevisiae* (XII), высушенными на фильтровальной бумаге с разной продолжительностью и в различных условиях.

Дрожжи, высушенные в течение: *а* — 5 сут., *б* — 15 сут., *в* — 50 сут., *г* — 75 сут.; дрожжи, высушенные: *I* — в термостате при 25°, *II* — в вакууме при 25°, *III* — в эксикаторе с хлористым кальцием, *IV* — в термостате при 32°.

Пользуясь данными лабораторных опытов, мы можем сделать следующие выводы.

Различные условия высушивания дрожжей отражаются на сохранении их жизнеспособности. Дрожжи, высушенные на стекле, погибают быстрее, чем высушенные на фильтровальной бумаге. Сушка дрожжей в эксикаторе с хлористым кальцием или в вакууме сильнее отражается на дрожжах. У дрожжей, высушенных в эксикаторе с хлористым кальцием или в вакууме, начало забраживания сусла запаздывает против забраживания дрожжей, высушенных в обычных условиях при температуре 25 и 32°.

В зависимости от продолжительности высушивания дрожжей забраживание сусла задерживается при всех вышеперечисленных условиях сушки.

В задачи наших экспериментальных исследований входило также изучение влияния высушивания на размножение дрожжевых клеток *Saccharomyces cerevisiae* (XII).

Изучение этого вопроса шло в двух направлениях: 1) размножение дрожжевых клеток в сусле после различных сроков воздействия на них высушивания и 2) то же самое, но вместо жидкого сусла применялась твердая среда — сусло с агаром. В обоих случаях размножение проходило в условиях термостата при 25°.

Методика опытов

1-я серия. Покровные стеклышки или фильтровальная бумага с высохшими на них клетками дрожжей перепосились в колбочки с 50 см³ пивного сусла (по Балл. 7°). Последние выдерживались в термостате при 25° в течение 20 дн. Размножение учитывалось путем ежедневного подсчета клеток в камере Тома с момента начала размножения до его прекращения. Опыты проводились с дрожжами, подвергнутыми высушиванию от 1 до 75 сут. при различных условиях (в термостате при 25° и в термостате при 32°).

Полученные данные серии опытов (табл. 1) о размножении дрожжевых клеток в сусле после различных сроков воздействия на них высушивания показали, что различные условия высушивания дрожжей имеют большое значение для сохранения их жизнеспособности. Дрожжи, высушенные на стекле, погибают быстрее, чем высушенные на фильтровальной бумаге. Сушка дрожжей в эксикаторе в присутствии хлористого кальция или в вакууме губительно отражается на дрожжах. У дрожжей, высушенных в эксикаторе с хлористым кальцием или в вакууме, начало размножения запаздывает по сравнению с дрожжами, высушенными в обычных условиях при температуре 25 и 32°.

2-я серия. Эта серия, как указано выше, была проведена на твердой среде — на сусле с агаром.

Методика опыта состояла в том, что покровные стеклышки и фильтровальная бумага с высохшими на них капельками эмульсии дрожжей (0.2 см³) тщательно промывались в пробирках с 2 см³ стерильной воды до тех пор, пока не смывалась вся высохшая эмульсия дрожжей; после этого производился обычный посев 0,1 см³ на чашки Петри с сусло-агаром, после чего чашки выдерживались в термостате при 25°.

Подсчет проросших колоний производился на 10—12-й день, учитывая то обстоятельство, что после сушки у значительного количества высушенных дрожжевых клеток способность размножаться задерживается.

Результаты 2-й серии опытов (табл. 2) показывают большую разницу в способности высушенных дрожжевых клеток прорастать и размножаться на твердых и жидких средах.

Если в данной серии опытов дрожжи, высушенные в течение даже небольшого срока, теряли после этого способность прорастать на твердых средах, то это отнюдь не означает действительной их гибели. Напротив, эти же самые дрожжи, как показала нам 1-я серия опытов, в условиях жидкого сусла восстанавливали свою жизнеспособность. Таким образом фактически число жизнеспособных клеток в высушенных дрожжах значительно больше, чем показывает

Таблица 1

Размножение высушенных дрожжей в сусле

Продолжительность сушки дрожжей (в сутках)	Условия сушки	Количество клеток, посеянных на 1 мм³	Рост количества дрожжевых клеток в 1 мм³ после посева через разные промежутки времени																
			1 сутки	2 суток	3 суток	4 суток	5 суток	6 суток	7 суток	8 суток	9 суток	10 суток	11 суток	12 суток	13 суток	14 суток	15 суток	16 суток	17 суток
1	В термостате при 25°, на стекле	2—3	180	1700	400	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10			—	400	1600	500	25	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
25			—	—	250	1500	700	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
50			—	—	100	250	1200	900	150	20	—	—	—	—	—	—	—	—	—
75			—	—	—	—	150	200	1000	900	100	—	—	—	—	—	—	—	—
1	В термостате при 25°, на фильтровальной бумаге	2—3	500	1700	400	100	50	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10			150	900	1000	100	30	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
25			—	150	400	1400	500	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
50			—	—	150	400	1400	900	150	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
75			—	—	—	100	200	1200	1000	200	20	—	—	—	—	—	—	—	—
5	В термостате при 32°, на стекле	2—3	120	300	1700	550	100	30	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15			—	—	120	1250	900	250	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
50			—	—	—	—	150	400	1600	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	В термостате при 32°, на фильтровальной бумаге	2—3	150	600	2000	300	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15			—	150	1300	1100	300	70	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
50			—	—	—	300	1700	400	150	70	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	В эксикаторе с хлористым кальцием, на стекле	2—3	—	40	120	1700	300	120	70	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15			—	—	100	1100	800	500	500	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
50			—	—	—	—	—	—	—	—	150	1700	700	150	50	—	—	—	—
5	В эксикаторе с хлористым кальцием, на фильтровальн. бумаге	2—3	100	400	1900	300	150	70	20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15			—	50	1300	1000	100	50	20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
50			—	—	—	—	—	—	—	—	150	1000	9000	400	50	—	—	—	—
5	В вакууме при 25°, на фильтровальной бумаге	2—3	120	450	1300	400	50	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15			—	150	450	1250	100	20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
50			—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Таблица 2

Размножение высушенных дрожжей на сусло-агаре

Продолжительность высушивания	Количество выросших колоний на сусло-агаре (среднее из трех опытов)			
	в термостате при 25° *	в термостате при 32°	в вакууме при 25°	в эксикаторе с $CaCl_2$ при 25°
	Опыты с высушенными дрожжами *Saccharomyces cerevisiae* (XII) на стекле			
6 часов	125	74	80	80
12 „	100	76	80	88
24 часа	110	62	60	74
48 часов	90	50	40	60
3 суток	40	6	1—2	5
15 „	12	0	0	0
50 „	1—2	0	0	0
75 „	0	0	0	
	Опыты с высушенными дрожжами *Saccharomyces cerevisiae* (XII) на фильтровальной бумаге			
6 часов	124	76	90	84
12 „	100	70	70	90
24 часа	95	62	60	66
48 часов	85	54	50	64
3 суток	64	22	8	10
15 „	20	6	0	0
50 „	1—0	0	0	0
75 „	0	0	0	0

подсчет колоний при высеве на твердых средах (сусло с агаром). Следовательно, учет выживаемости высушенных дрожжевых клеток возможен только при посеве их на жидкие среды — на сусло, как мы имели в наших первых опытах.

Влияние высушивания на строение и развитие дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* (XII)

Методика. Из 3-суточной культуры на сусло-агаре *Saccharomyces cerevisiae* (берлинская XII раса) приготовлялись взвеси дрожжевых клеток в стерильной водопроводной воде. С помощью пипетки по 0.2 см³ этой взвеси наносилось на покровные и предметные стекла. Последние в больших чашках Коха помещались в термостате при 25°.

Для выяснения влияния высушивания на строение клетки, в зависимости от его продолжительности, исследовались дрожжевые клетки, подвергнутые высушиванию от 3 до 75 сут., а также в пределах первых 2 сут. — от 3 до 48 час. Изучение влияния высушивания старых культур не могло быть произведено в виду тех изменений структуры клеток, которые наступают уже в связи с возрастом. Опыты проводились с соблюдением всех условий стерильности. По окончании того или иного срока высушивания тщательно изучались размер, форма и строение дрожжевых клеток, затем производилась окраска их водным раствором метиленовой синьки (концентрация 1 : 10 000).

Жир определялся путем окраски суданом III в молочной кислоте, метахроматин — окраской метиленовой синькой (водный раствор 1 : 1000) с последующей обработкой 1.3% серной кислоты и гликоген — люголевским раствором.

Влияние высушивания в пределах одних суток (по часам) на форму и строение клетки

Форма и размеры клеток. После 6 час. высушивания размеры и форма клеток почти не изменялись; спустя 12 час. у небольшого количества клеток наблюдались едва заметное съеживание и некоторое уменьшение размеров. Через 24 часа, на ряду со съежившимися клетками, появляются одиночные

* Условия высушивания дрожжей до их проращивания на сусло-агаре.

клетки, принимающие удлиненную форму и имеющие размер 7—9 μ × 4—5 μ. Через 48 час. появляется довольно заметное увеличение числа обеих форм, достигающее, примерно, 15% всех клеток препарата.

Изменения строения клетки. В связи с рассмотрением изменений в строении клетки под влиянием высушивания необходимо упомянуть, что дрожжи *Saccharomyces cerevisiae* имеют своеобразную ответную реакцию на внешнее раздражение. Так, под действием супраоптимальных температур (Краспльников, 19), хлороформа и цианистого калия (Мейсель, 20, 21), гормонатриеподина и анилиновых красок (Имшенецкий, 22), сотрясения (Кондратьева, 23) и кокаина (Стадниченко, 24) наблюдались сходные, в общем, изменения строения клеток, причем в определенном закономерном порядке. В зависимости от силы, интенсивности и продолжительности действия можно наблюдать три фазы изменения структуры плазмы.

1-я фаза (возбуждение). Происходят изменения в прозрачности и гомогенности плазмы — наступает помутнение плазмы, меняется конфигурация вакуоли, плазма принимает ячеистое и частично гранулярное строение.

2-я фаза (угнетение). Увеличение размера вакуолей — вакуолизация протоплазмы и накопление в плазме капелек жира — липофанероз.

3-я фаза (некробиотическо-дегенеративная). При этой фазе происходит сморщивание клетки, вакуоль принимает узкую, щелевидную форму или даже совершенно исчезает. Протоплазма принимает грубо-зернистое строение. Прогрессирует жировое перерождение плазмы.

Первые две фазы возбуждения и угнетения — обратимы, третья фаза — необратима.

Наблюдения показывают, что клетка дрожжей реагирует на высушивание несколько иначе, чем на лучистую энергию и на ряд химических факторов (формалин, хлороформ, цианистый калий и др.), хотя в основном эти изменения укладываются в эту общую схему. Конечно, при наблюдении в пределах суточного высушивания встречать третью некробиотическую стадию клеток нам не приходилось.

Изменения строения клеток в первые часы высушивания, т. е. от 6 до 12 час., касались прежде всего резкого изменения вакуоли. Они теряли свою обычно правильную форму, превращались вместо круглых в щелеобразные, в виде острого полумесяца или серповидные образования (фиг. 5). С увеличением срока воздействия до 36—48 час. изменения вакуоли достигали таких размеров, при которых она обычно теряла свое четкое очертание и контуры ее становились неясными. Усиления вакуолизации клетки, т. е. увеличения вакуоли или возникновения дополнительных вакуолек, при высушивании мы не наблюдали. Глубокие изменения плазмы наблюдались почти во всех клетках препаратов уже в первые часы высушивания. Плазма клеток в таких случаях теряет гомогенность, характерную для контрольных культур, становясь слегка мутноватой и зернистой. Зерна в большинстве белкового характера — различной формы и величины. Одновременно в протоплазме дрожжевой клетки происходит распад липопротеинового комплекса. При окраске суданом III в молочной кислоте можно наблюдать даже через 48 час. небольшое количество отдельных мелких капелек липоидов, что́ свидетельствует о частичном распаде липопротеинового комплекса.

Подчеркиваю, что в первые сутки высушивания явления липофанероза встречаются лишь у отдельных клеток. У подавляющего большинства клеток протоплазма остается в состоянии белковой грануляции.

Ряд изменений наблюдается также в клеточных включениях: в первые же 12—24 часа высушивания у большинства клеток резко падает (до 0) содержание метахроматина, значительно уменьшается также содержание гликогена, хотя небольшое количество его можно еще обнаружить у подавляющего числа клеток.

При испытании на проницаемость клетки к краске (вначале предполагалось производить испытания на жизнеспособность, но, как указано выше, этот метод по отношению к высушенным дрожжам неприменим), мы применяли окраску

раствором метиленовой синьки в разведении 1 : 10 000. Через 6—12 час. после высушивания 25—30% клеток окрашивались в синий цвет; через 48 час. количество окрашенных клеток достигало уже 60—70%. Процесс подкрашивания у высушенных культур в пределах 3—6 час. идет несравненно медленнее, нежели у высушенных в течение суток. Последние окрашиваются водным раствором метиленовой синьки почти моментально. С одной стороны, высокий процент подкрашиваемых метиленовой синькой высушенных дрожжевых клеток, а с другой — способность их прорастать частично на твердых и, в особенности, на жидких средах побудила нас подробнее изучить, являются ли подкрашенные синькой клетки мертвыми или живыми. Для этого мы установили непосредственное наблюдение в висячей капле за прорастанием высушенных дрожжевых клеток, окрашенных 1 : 10 000 раствором метиленовой синьки, и убедились, что бо́льшая часть окрашенных клеток через некоторое время начала почковаться. При этом получалась своеобразная картина: окрашенная синькой материнская клетка несла неокрашенную почку, которая вскоре отделялась от материнской клетки.

Подкрашивание водным раствором нейтральрота 1 : 10 000 идет, в общем, подобно метиленовой синьке, но лишь несколько медленнее.

Все вышеописанные изменения неизменно появлялись с определенной закономерностью; поэтому важно было выяснить: 1) дальнейшие изменения структуры клетки в связи с увеличением срока высушивания и 2) ограничивается ли влияние высушивания культурами, непосредственно испытавшими высушивание, или оно передается по наследству.

Длительное высушивание (от 3 до 75 сут.)

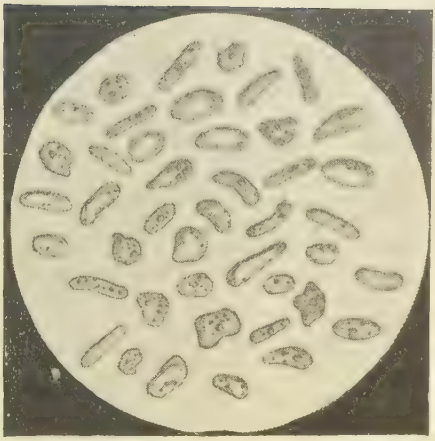
Форма и размеры клеток. Изменение формы и размеров в первые сутки высушивания (3—5 сут.) идет, главным образом, за счет некоторого сморщивания клетки. На десятые сутки большинство высушенных клеток принимает неровные очертания, а часть клеток получает несколько узко-удлиненный вид (фиг. 6). После 30 и более суток высушивания появляется уже много резко-угловатых клеток, имеющих самые разнообразные очертания (фиг. 7). Интересно отметить, что ранее появившиеся узко-удлиненные клетки в большинстве случаев сохраняют свою форму, а также более или менее ровные очертания. Интенсивность этих изменений растет с увеличением срока высушивания.

Изменения структуры. Первые изменения структуры клетки, как указывалось выше, касаются вакуоли. Она в первые сутки высушивания резко изменяет свою форму. Через трое суток в клетке ее вообще обнаружить не удавалось. Плазма клетки принимает зернисто-гранулярное строение. С удлинением срока высушивания она становится грубозернистой, даже несколько комковатой. Дальнейшие изменения клеток идут по двум путям. Через 15—20 сут. высушивания у одних клеток утолщается оболочка, плазма их подвергается резкому жировому перерождению, и жировые скопления в конце концов заполняют всю клетку. У других клеток, наоборот, плазма принимает совершенно гомогенное прозрачное строение, лишенное всех клеточных включений (метахроматина, гликогена и жира).

Влияние высушивания на клеточные включения

Данные по этому вопросу были приведены частично в предыдущем отделе. Здесь необходимо подчеркнуть некоторую закономерность в изменениях клеточных включений под влиянием продолжительного высушивания. Начиная с третьих суток высушивания, в плазме появляется много зерен различной величины. Изучение строения этих зерен путем микрохимических реакций показало, что они белковой природы. Начиная с пятых суток высушивания, в плазме начинают появляться единичные мелкие, круглые, угловатые и резко преломляющие свет зернышки. При окраске судан III в молочной кислоте они дают

Фиг. 5. Изменения строения и формы клеток *Saccharomyces cerevisiae* (XII) в первые часы высушивания (от 6 до 12 час.).



Фиг. 6. Изменения строения и формы клеток *Saccharomyces cerevisiae* (XII) на 10-е сутки высушивания.

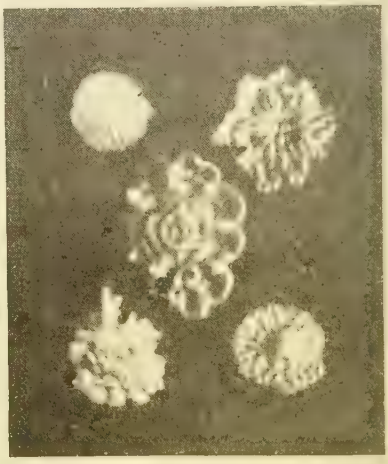
Фиг. 7. Изменения строения и формы клеток *Saccharomyces cerevisiae* (XII) на 30-е сутки высушивания.

Фиг. 8. Различный характер почкования у дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* после 3-суточного высушивания.

Фиг. 9. Дрожжевые клетки рас 1-й группы (*Saccharomyces cerevisiae*).

Фиг. 10. Гигантские колонии дрожжей рас 1-й группы на сусло-агаре (*Saccharomyces cerevisiae*).

Фиг. 11. Дрожжевые клетки рас 2-й группы (*Saccharomyces cerevisiae*).



Фиг. 12. Гигантские колонии дрожжей рас 2-й группы на сусло-агаре (*Saccharomyces cerevisiae*).

характерную для жира окраску. Количество их быстро нарастает, заполняя иногда (на 30-е сутки высушивания) всю клетку. Но 70—80-е сутки высушивания жир обнаруживается в огромном количестве.

Количество гликогена в клетках резко уменьшается в первые сутки высушивания; после 2—3 дн. процесс исчезновения гликогена резко замедляется, и в очень небольших количествах его можно еще обнаружить на 30—40-е сутки.

По мере увеличения срока высушивания гликоген постепенно совершенно исчезает. Метахроматин как в плазме, так и в вакуолях исчезает быстро в первые же сутки высушивания дрожжей.

Влияние высушивания на культуры дрожжей в последующих пересевах

Изучение этого явления велось над культурами, пересеянными непосредственно по окончании опыта высушивания. Рост культур, подвергнутых высушиванию в течение 24 час. и высеянных на сусло-агар, большей частью ничем не отличался от роста контрольных культур. Обнаружить изменения в высеянных культурах дрожжей можно было лишь у культур, подвергнутых не менее 3—5-суточному высушиванию.

При пересеве на сусло-агар дрожжи, подвергнутые 3-суточному высушиванию, через сутки значительно отставали в росте по сравнению с контрольной, не подвергавшейся высушиванию культурой. В первые дни рост культуры едва заметен; клетки несколько оправляются и принимают нормальные очертания. Наоборот, строение плазмы клеток продолжает оставаться прежним, т. е. зернистым. На 3—4-е сутки под микроскопом можно обнаружить, на ряду с непочкующимися клетками, часть почкующихся клеток, причем почкование носит различный характер. Так, у одних клеток наблюдается множественное периферическое почкование (фиг. 8), у других — почка обычно сбоку клетки, наконец, у третьих — почка расположена полярно. Встречаются почкования, происходящие у обоих концов клетки и образующие, таким образом, в дальнейшем целую цепочку клеток. Новообразовавшиеся клетки имеют неодинаковую форму. Клетки, образовавшиеся при периферическом почковании, — обычно круглые, при двустороннем полярном почковании — удлиненно-овальные. Эти клетки также встречаются и при боковом почковании, хотя большинство клеток, образовавшихся при такой форме почкования, принимает типичную для данной культуры овальную или округлую форму. По своему строению новые клетки ничем не отличаются от обычных клеток контрольных культур *Saccharomyces cerevisiae* (XII). Протоплазма клеток — гомогенная, небольшие зерна (белкового характера) располагаются вокруг хорошо очерченной вакуоли. Проницаемость клетки к краске нормальная. Водный раствор нейтральрота 1 : 10 000 постепенно окрашивает содержимое вакуоли, а затем — плазму клетки.

Водный раствор метиленовой синьки 1 : 10 000 молодых клеток не окрашивает. Материнские старые клетки, сами перенесшие высушивание, продолжают быстро окрашиваться вышеупомянутыми красками. Почки этих клеток не окрашиваются. Из клеточных включений можно легко обнаружить метахроматин как в плазме, так и в вакуолях. Жир в это время еще не обнаруживается. Гликоген имеется у небольшого количества клеток.

С возрастом культуры клетки обогащаются гликогеном, который спустя 10 дней роста постепенно уменьшается, уступая место жиру. Полиморфность клеток культуры передается по наследству лишь первым генерациям. С течением времени, при многократных пересевах, в особенности при проведении через жидкие среды (сусло), эта полиморфность исчезает. Клетки обычной для *Saccharomyces cerevisiae* (XII) формы как бы вытесняют клетки другой формы. Исчезновение других форм, несомненно, происходит частично вследствие реверзибельности этих клеток к исходному для них виду. Что это происходит лишь «частично», нам показали опыты с выделением чистых культур из одной клетки. Выделяя культуры из отдельных клеток, имевших атипичные по отношению

к исходной культуре форму и строение, нам удавалось выращивать культуры с преобладанием этих атипичных клеток, которые стойко, в десятках пересевов, сохраняли свои отличные морфологические признаки, являясь по существу уже новыми расами.

Результаты проведенных экспериментальных исследований привели нас к выводу, что высушенные дрожжи прорастают и размножаются на твердых питательных средах иначе, чем в жидких средах. На жидких средах высушенные дрожжевые клетки сравнительно легко выявляют свою жизнеспособность, тогда как в условиях твердой среды (сусло с агаром, сусло с желатиной) они подчас не в состоянии проявить. Таким образом метод учета степени утраты жизнеспособности высушенными дрожжами, путем их посева на питательные твердые среды и последующего подсчета количества образовавшихся на них колоний, не дает нам правильного представления в оценке жизнестойкости дрожжей при сушке, — обстоятельство, имеющее большое методическое значение.

Условия высушивания дрожжей имеют большое значение для сохранения их жизнеспособности. Дрожжи, высушенные на стекле, погибают быстрее, чем высушенные на фильтровальной бумаге. Сушка дрожжей в эксикаторе, в присутствии хлористого кальция или в разреженной атмосфере (18 мм), губительно отражается на дрожжи.

В зависимости от продолжительности высушивания дрожжей задерживается забраживание сусла. Условия сушки дрожжей оказывают также влияние на сроки последующего забраживания. Высушенные на фильтровальной бумаге дрожжи забраживают быстрее, чем дрожжи, высушенные на стекле. У дрожжей, высушенных в эксикаторе с хлористым кальцием или в вакууме, начало забраживания сусла запаздывает по сравнению с забраживанием, вызываемым дрожжами, высушенными в обычных условиях при 25 и 32°.

Дрожжевая клетка реагирует на высушивание несколько иначе, чем на действие, напр., лучистой энергии или ряда химических факторов, хотя в основном изменения укладываются в схему трех фаз.

Высушенные дрожжевые клетки почти без исключения прокрашиваются водным раствором метиленовой синьки (1 : 10 000), что, однако, еще не означает гибели клеток. Эти клетки способны размножаться.

Влияние высушивания на изменчивость дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* (XII)

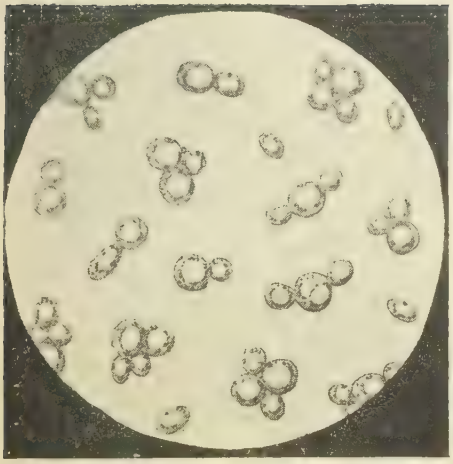
Первые наблюдения в области изменчивости дрожжевых организмов были сделаны Ганзеном (25—28). В 1886 г. он указал, что пивные дрожжи нижнего брожения иногда проявляли признаки дрожжей верхнего брожения. Однако после нескольких пересевов эти изменения исчезали, и дрожжи вновь приобретали прежние свойства, т. е. являясь нестойкими вариантами, так называемыми «Flüchtige Varietäten». Аналогичные изменения наблюдали также Генненберг и Линднер.

Позднее Ганзену удалось выяснить, что у дрожжей, на ряду с происходящими нестойкими изменениями, могут наступать и более стойкие.

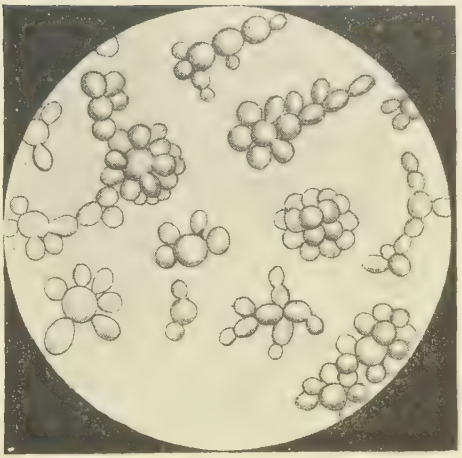
В дальнейшем Бейеринк (29) и Лепешкин (30) также установили наличие некоторой морфологической и физиологической изменчивости дрожжей, наступающей под влиянием внешних факторов.

Из новейших работ по образованию новых наследственно стойких рас (сальтантов) у дрожжевых грибков под влиянием различных физических и химических факторов особого внимания заслуживают работы Филипповича, Красильникова, Иванченкого, Мейселя, Латвинова и др. (31—41). Эти работы, наметившие некоторую закономерность изменчивости дрожжей, дают обширный и ценный материал по вопросу рассообразования у микроорганизмов в экспериментальных условиях. Чувствительность организмов к тем или иным факторам различна и зависит, в частности, от индивидуальных свойств организма. Полученные Филипповым голые рентгенорасы дрожжевых грибков *Sporobolomyces* дали возможность констатировать возникновение новых рас с признаками не только как бы другого вида, но и другого рода. Рассообразование нередко имеет прогрессивный характер, т. е. новая раса имеет более совершенную и сложную организацию, чем исходная. Литературных данных, прямо относящихся к вопросу об изменчивости дрожжей под влиянием высушивания, вообще не имеется.

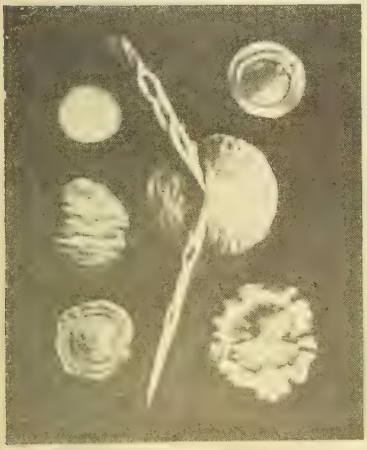
В настоящей работе нам удалось получить больший материал по вопросу изменчивости дрожжевых организмов *Saccharomyces cerevisiae* (XII), в особен-



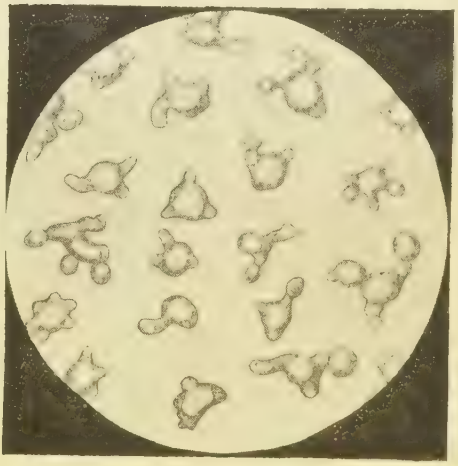
Фиг. 13. Дрожжевые клетки рас 3-й группы (*Saccharomyces cerevisiae*).



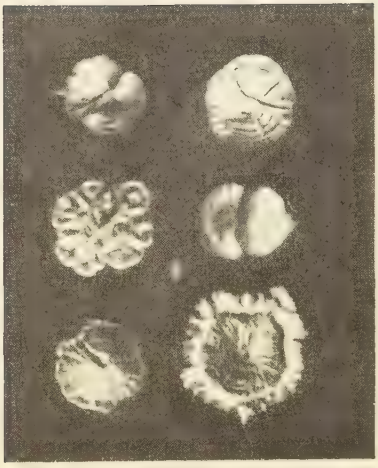
Фиг. 14. Дрожжевые клетки рас 3-й группы — карликовые формы (*Saccharomyces cerevisiae*).



Фиг. 15. Гигантские колонии дрожжей рас 3-й группы на сусло-агаре (*Saccharomyces cerevisiae*).



Фиг. 16. Дрожжевые клетки рас 4-й группы (*Saccharomyces cerevisiae*).



Фиг. 17. Гигантские колонии дрожжей рас 4-й группы на сусло-агаре (*Saccharomyces cerevisiae*).

Фиг. 18. Дрожжевые клетки рас 5-й группы (*Saccharomyces cerevisiae*).

Фиг. 19. Гигантские колонии дрожжей рас 5-й группы на сусло-агаре (*Saccharomyces cerevisiae*).

ности, в образовании новых рас. Основная задача наших исследований сводилась: 1) к изучению влияния высушивания на изменчивость и развитие дрожжевых организмов и 2) к определению направления, в котором у дрожжей идет расообразование под влиянием высушивания.

Для получения новых рас и их изучения применялась следующая методика. Культуры дрожжей, подвергнутые высушиванию в различных условиях на покровных стеклах и фильтровальной бумаге, периодически высевались в чашки Петри с пивным суслом и агаром. Высев производился с таким расчетом, чтобы рост был отдельными изолированными колониями и по возможности в большом количестве чашек. Обычно засевались 4—6 чашек, чтобы обеспечить возможность получить колонии из тех клеток, которых мало в культуре. Чашки с посевом помещались на 8—10 сут. при 25°. К этому времени колонии принимали довольно крупные размеры и приобретали характерные для каждой из них культуральные признаки — структуру, поверхность, очерченность краев, выпуклость и т. д. Изменения колоний макроскопически мало выражены, а часто даже незаметны, однако при малом увеличении (микроскоп Лейтц, окуляр 4, объектив 7) они ясно выражены. Так, напр., удается хорошо обнаружить различие в строении периферической части отдельных колоний, которые макроскопически невооруженным глазом ничем не отличаются. Колонии, чем-либо отличавшиеся от контрольных, тут же пересевались в пробирки на сусло с агаром и затем выделялись в чистую культуру из одной клетки. Выделенные расы изучались вначале с точки зрения их устойчивости, постоянства новых признаков. Каждая раса пересевалась на сусло с агаром от 5 до 8 раз через каждые 6 дн. и, кроме того, 2—3 раза на жидкое сусло. Если расы сохраняли свои особенности во всех пересевах в течение 2—3 мес., то они подвергались дальнейшему изучению как новые расы.

Такой отбор обязателен, ибо при каждом засеве на чашки Петри с сусло-агаром вырастает обычно очень большое количество разнообразных колоний, имеющих во многих случаях временный характер. Нестойкие варианты «Flüchtige Varietäten» по существу являются кратковременными модификациями. Они могут часто в свою очередь (как это имело место у нас) стать источниками нового расообразования.

Мы получили 103 стойких и нестойких расы дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* (XII).

Если расы были способны сохранять свои особенности во многих пересевах, то они изучались в морфологическом, культуральном и физиологическом отношениях, в противном случае, как это указывалось выше, они в расчет не принимались.

Изучение рас проводилось на 3-, 5-, 20 и 45-дневных культурах, выращенных на различных питательных субстратах. В качестве питательной среды употреблялись: сусло-агар (сусло Балл. 7° + 2% агар-агара), сусло-желатина (сусло Балл. 7° + 10% желатины), жидкое сусло (Балл. 7°, pH 5.8—6.0), ломтики картофеля и моркови.

Расы изучались на способность сбраживать различные сахара (глюкозу, левулезу, галактозу, сахарозу и мальтозу), а также на интенсивность сбраживания пивного сусла. При росте в жидком сусле мы обращали внимание на образование пленки и кольца, часто появляющихся на поверхности жидкости, а также на изменение окраски пивного сусла. Мы убедились, что большинство рас развиваются исключительно придонно, причем характер осадка у этих рас различен. Он имеет то тестообразный вид, то — зернистый или мелкопесчаный. Практика многократных исследований показала, что многие расы при своем росте обесцвечивают сусло. На сусле с желатиной мы наблюдали, главным образом, разжижение желатины. Опыты по сбраживанию сахаров мы проводили в трубках Дунбара, а брожение пивного сусла на 100 см³ сусла (Балл. 7°) — в эрленмейеровских колбочках, снабженных бродильными затворами, при температуре 25°. Брожение учитывалось по количеству выделившейся углекислоты путем ежедневных взвешиваний.

Морфологические и физиологические признаки новы

№№ рас	Когда и при каких условиях получена	Число пересевов	Гигантская колония на сусло-агаре	Клетки: форма	Клетки: величина
			Стойкие расы		
			I группа		
3	1935 г. после 3 сут. высушивания на стекле	32	Серовато-белая, плоская, края фестончатые	Овальная	6—9 × 4.5—5.3
42	1935 г. после 1 дн. высушивания на стекле	23	Серовато-белая, матовая в центре небольшой бугорок	Овальная	7.5—12 × 5.7
			II группа		
29	1935 г. после 5 сут. высушивания на стекле	27	Гладкая, бело-серого цвета, складчатая	Длинные	10—14.5 × 3.5—6
			III группа		
11	1935 г. после 1 сут. высушивания на стекле		Серовато-белая, матовая, плоская, края слегка зазубренные	Круглая	5—6 × —5.5
			IV группа		
5	1935 г. после 1 сут. высушивания на фильтровальной бумаге	23	Белая, с концентрическими бороздками, сухая, легко крошащаяся. Край исчерчен короткими радиальными складочками	Амебовидная	10.2—15 × 10—
30	1935 г. после 3 сут. высушивания на стекле	26	Белая, с гладким центральным и резко фестончатым приподнятым краем	Амебовидная	9—10.5 × 8—1
			V группа		
53	1935 г. после 1 сут. высушивания на стекле	30	Серовато-белая, гладкая, край — ровный	Удлиненный цилиндр	7.8—15.5 × 2.2—
			VI группа		
1	1935 г. после 10 сут. высушивания на стекле	24	Серовато-белая, матовая, поверхность мелкозернистая	Круглые	3—5 × 2.5—4.
			VII группа		
21	1935 г. после 3 сут. высушивания на стекле	22	Серовато-белая, восковидного блеска. В центре бугорок, на периферии радиальные борозды	Продолговатый цилиндр	5—10 × 2—2.
			Летальные расы		
			I группа		
4	1935 г. после 1 сут. высушивания на стекле	7	Темнобурая, гладкая. В центре большой бугорок	Овальная	6—8 × 5—6
			III группа		
8	1935 г. после 5 сут. высушивания на фильтровальной бумаге	6	Желто-бурая, гладкая, складчатость по краям	Круглая	5—5.5 × 5—5.

Сбраживание: ++++ очень сильное; +++ сильное; ++ среднее; + слабое.

Таблица 3

дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* (XII) (по группам)

Рост на сусле					Разжижение желатина	Жизнеспособность	Сбраживание сахаров						
осадок	пленка	кольцо	обесцвечивание	осветление			сахароза	глюкоза	мальтоза	галактоза	арабиноза	лактоза	левулоза
Стойкие расы													
лот-ый	—	Слабое	++++	++	Через 25 дн.		++++	++++	++++	++++	—	—	++++
	Тонкая, гладкая	Слабое	+++	++	Через 28 дн.		++++	++++	+++	++	—	—	+++
	Слабая	Широкое	++	++	Нет		++++	++++	++++	+++	—	—	++++
		Слабое	++	++	Через 2 мес.		++++	++++	++++	+++	—	—	+++
ых-ый			+	++++	Через 2.5мес.	Хорошая	++++	++++	++++	++++	—	—	++++
	Тонкая		++	+++	Через 35 дн.		++++	+++	++++	+++	—	—	++++
		Слабое	++	+++	Через 2 мес.		+++	+++	++++	+++	—	—	+++
лот-ный	—		++	+++	Через 4 мес.		++++	+++	+++	+++	—	—	+++
	—		Нет	++++	Через 3 мес.		+++	++++	+++	++++	—	—	+++
Летальные расы													
	—	—	Нет	++++	Нет	Плохая	++++	++++	++++	+++	—	—	++++
Плот-ный	—	—	+	++++			+++	+++	+++	+++	—	—	++++

Из 103 рас мы отобрали 32 расы, из которых девять были изучены. Остальные расы обладали сходными культуральными, морфологическими и физиологическими признаками. По форме клеток мы распределили расы дрожжей на ряд групп. Внутри каждой группы расы различаются некоторыми культуральными признаками гигантских колоний, а также физиологическими признаками (интенсивность сбраживания пивного сусла).

Описание рас по группам

1-я группа. Сюда относятся расы, клетки которых ничем существенным не отличаются от клеток исходной культуры.

Клетки овальные, круглые, 5.5—11.0 $\mu \times$ 4.5—7.0 μ, с большой вакуолью (фиг. 9). Расы этой группы отличаются по цвету и характеру строения колоний. Одни имеют гладкую, другие — зернистую или бугристую поверхность; одни колонии белого цвета, другие — более темные, от бурого до шоколадного цвета (фиг. 10). Сюда относятся следующие расы: 2, 18, 3, 42 и 8.

2-я группа. Расы, большинство клеток которых — длинной цилиндрической формы, имеют закругленные концы и часто соединены в цепочки («Sprossverbände»).

Средние размеры клеток составляют 10—20 $\mu \times$ 5—6 μ (фиг. 11). Фотографии гигантских колоний дрожжей этой группы представлены на фиг. 12.

Сюда относятся следующие расы: 29, 28, 14 и 15.

3-я группа. Расы, клетки которых обычно круглые, имеют от 4.0 до 6.0 μ в диаметре (фиг. 13). Очень часто у этих рас наблюдается обильное периферическое почкование, так что молодые клетки-почки располагаются по всей поверхности материнской клетки. В таких случаях обычно клетки плотно связаны в комплексы, состоящие из многочисленных круглых клеток. Плазма у него густая, резко преломляющая свет, много капель жира. Вакуоль обычно маленькая, иногда она совершенно отсутствует. В этой группе встречаются так называемые «карликовые» расы. Диаметр этих клеток не превышает 2.5—3.0 μ (фиг. 14). Фотографии гигантских колоний дрожжей всей этой группы представлены на фиг. 15.

Сюда относятся следующие расы: 11, 7, 33 и 4.

4-я группа. Расы с клетками, обычно — неправильного очертания. Края их волнообразны с многочисленными имеющими самое разнообразное очертание отростками, напоминающими псевдоподии амёб или копуляционные отростки (фиг. 16). Фотографии гигантских колоний дрожжей этой группы представлены на фиг. 17.

Сюда относятся следующие расы: 5, 30, 35, 44, 39 и 54.

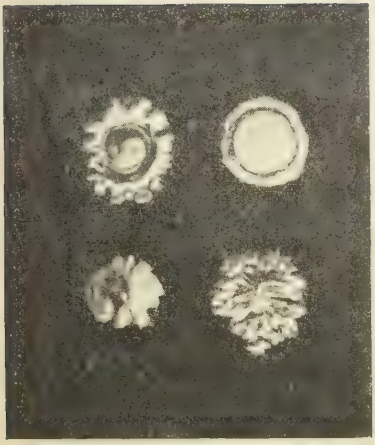
5-я группа. Расы, клетки которых имеют удлиненную цилиндрическую форму, размером 10—17.5 $\mu \times$ 2.5—3.0 μ. Клетки соединены в длинные ветвящиеся цепочки, плазма гомогенная, часто с одной продолговатой вакуолью, по бокам вакуоли мелкие одиночные зернышки, по внешнему виду напоминающие дрожжевые организмы из рода *Mycoderena* (фиг. 18). Фотографии гигантских колоний дрожжей этой группы представлены на фиг. 19.

Сюда относятся следующие расы: 53, 3, 46, 26, 32 и 41.

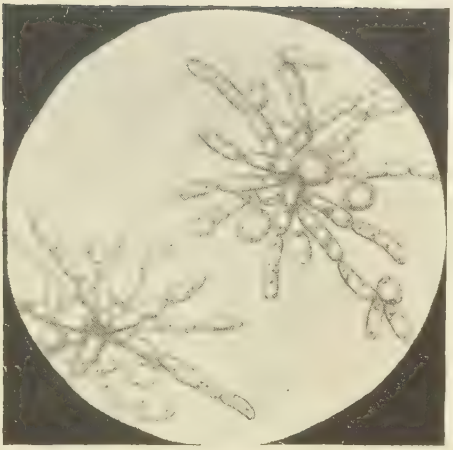
6-я группа. Клетки этих рас по форме похожи на клетки исходной расы, но отличаются от нее меньшими размерами. Клетки овальной формы. Средний размер их 4—5 $\mu \times$ 2.5—4.5 μ. Клетки одиночны или соединены в цепочки. Эти расы можно отнести, как и всю группу, к карликовым формам. Фотографии гигантских колоний дрожжей этой группы представлены на фиг. 20.

Сюда относятся следующие расы: 1, 13, 12 и 15.

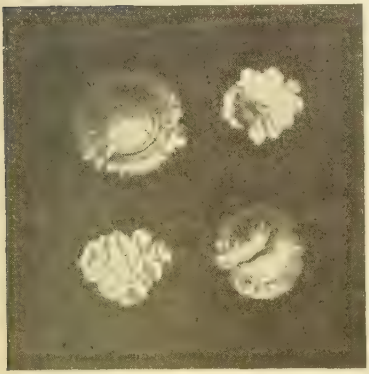
7-я группа. Клетки удлиненной цилиндрической формы, размером 11—13.5 $\mu \times$ 3.5—4.0 μ и соединены в цепочку. Цепочки обычно расходятся от одной клетки звездообразно во все стороны, образуя, таким образом, крепко сжатые скопления (фиг. 21). Фотографии гигантских колоний дрожжей этой группы представлены на фиг. 22.



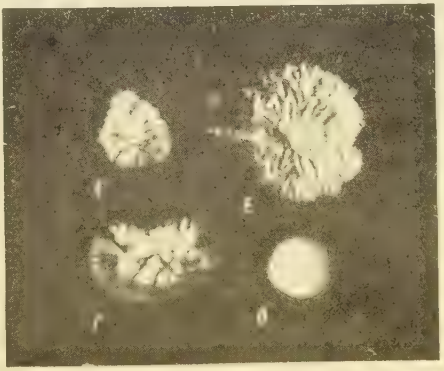
Фиг. 20. Гигантские колонии дрожжей рас 6-й группы на сусло-агаре (*Saccharomyces cerevisiae*).



Фиг. 21. Дрожжевые клетки рас 7-й группы (*Saccharomyces cerevisiae*).



Фиг. 22. Гигантские колонии дрожжей рас 7-й группы на сусло-агаре (*Saccharomyces cerevisiae*).



Фиг. 23. Основные формы гигантских колоний новых рас дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* (XII) на сусло-агаре.

А — колонии с гладкой поверхностью; *Б* — колонии с извилистой поверхностью; *В* — колонии с зернистой поверхностью; *Г* — колонии с бугристой поверхностью.

Фиг. 24. Повторное расщепление у новых рас дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* (XII).

Фиг. 25. Формы процесса расщепления гигантских колоний дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* (XII) на сусло-агаре.

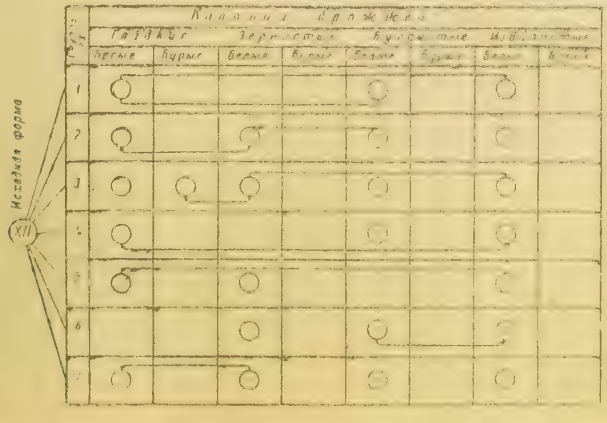
Сюда относятся следующие расы: 21, 29, 17 и 18.

Основные признаки всех выделенных рас сведены в табл. [illegible] на стр. 178 [illegible].

Как это видно из табл. 3, новые расы в значительной степени отличаются по своим культуральным и морфологическим признакам от исходной расы. Описанные расы сохраняют приобретенные признаки в течение 15 мес. и прошли через десятки пересевов. Характерно, что отличительные признаки сохраняются у них при условиях культивирования на различных средах.

Если учитывать основные культуральные и морфологические признаки новых рас дрожжей (характер строения и цвет колоний, форма и величина клеток), то можно расположить их по следующей схеме (табл. 4).

Таблица 4



В горизонтальном ряду расположены в пределах каждой группы одинаковые по морфологическим признакам и разные по культуральным признакам расы. В вертикальном направлении располагаются расы различных групп, имеющих одинаковые культуральные признаки.

В этой схеме также показаны случаи отщепления гладких колоний с бугристой поверхностью; другими словами, показан обратный процесс от типа R к типу S.

Для иллюстрации мы прилагаем четыре фотоснимка гигантских колоний рас *Saccharomyces cerevisiae*: 1) фиг. 23 *А* — колонии с гладкой поверхностью (раса 28); 2) фиг. 23 *В* — колонии с зернистой поверхностью (раса 32); 3) фиг. 23 *Б* — колония с извилистой поверхностью (раса 29); 4) фиг. 23 *Г* — колония с бугристой поверхностью (раса 35).

Получение гладких форм из бугристых удавалось при последовательных пересевах через сусло, с другой стороны, часть бугристых рас (10 и 12), несмотря на многочисленные пересевы как на твердые, так и жидкие среды, не давали форм с гладкой поверхностью. Мы убедились, что процесс расщепления у вновь образованных рас встречается довольно часто (фиг. 24). Образовавшиеся новые расы в процессе повторного расщепления могли сохранять свои признаки лишь при условии их выделения в чистом виде из одной клетки.

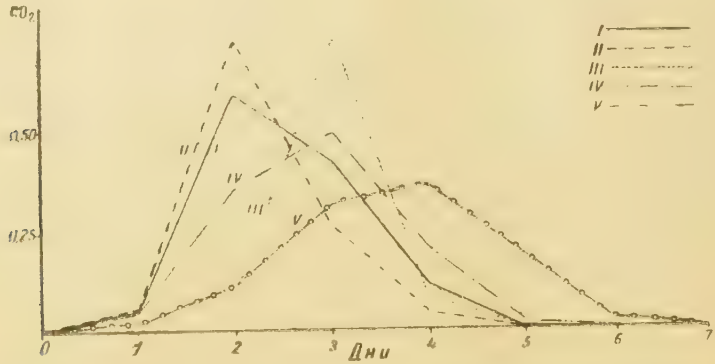
Расы, полученные под влиянием высушивания, вообще различаются по своей жизнеспособности и, в частности, устойчивости к высушиванию.

В схеме (табл. 4) мы привели факты расщепления рас, причем здесь вторичные расщепления не были обусловлены каким-либо известным нам фактом, они большей частью являлись «спонтанно».[1] Процесс вторичного расщепления наступает чаще в более старых культурах, причем он может происходить в форме

[1] «Спонтанно», т. е. расы, полученные при выращивании культур на искусственных средах в лабораторных условиях, без применения специального воздействия каким-либо фактором.

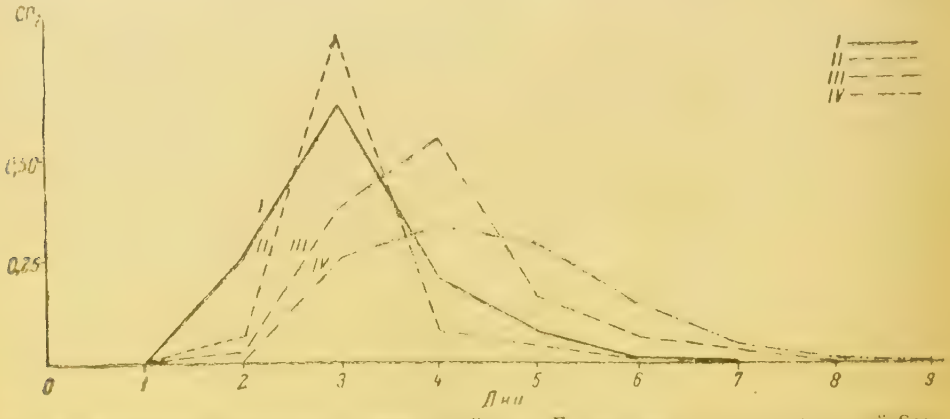
образования вторичных колоний на поверхности первичной колонии или в виде секторального расщепления, или же в виде кратерообразных углублений на поверхности культуры (фиг. 25).

Что касается способности сбраживать сусло, то расы, образовавшиеся в результате высушивания, резко отличаются друг от друга. Все выделенные расы по интенсивности сбраживания пивного сусла можно распределить на пять групп (фиг. 26).



Фиг. 26. Сбраживание пивного сусла новыми расами *Saccharomyces cerevisiae* (XII) (по основным группам).
Группы: *I* — 1-я, *II* — 2-я, *III* — 3-я, *IV* — 4-я, *V* — 5-я.

В первую группу входят расы 30 и 21, брожение которых сходно с исходной расой. Ко второй группе относятся расы 5 и 53, бродильная способность которых сильнее исходной.



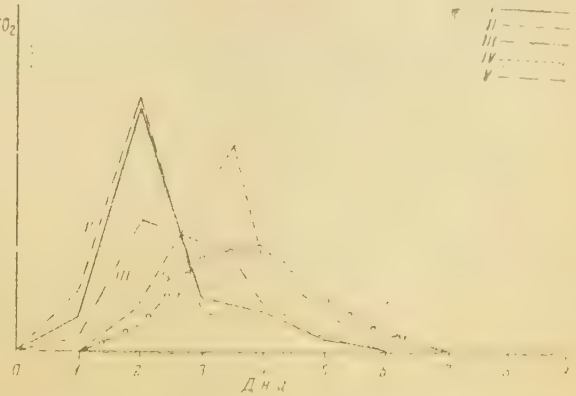
Фиг. 27. Сбраживание мальтозы в синтетической среде Ганзена новыми расами дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* (XII) (по основным группам).
Группы: *I* — 1-я, *II* — 2-я, *III* — 3-я, *IV* — 4-я.

Третья группа состоит только из расы 42, у которой забраживание запаздывает на 1—1.5 сут. По интенсивности брожения эти расы не отличаются от исходной. В четвертую группу входят расы 29, 1 и 3, в пятую — раса 11, которая сбраживает сусло в первые же сутки, но брожение проходит медленно, не интенсивно.

Еще нагляднее отличие рас в интенсивности сбраживания мальтозы (синтетическая среда Ганзена + 2% мальтозы). Здесь мы получили, в общем, сходную картину с «температурными» расами дрожжей, полученными Н. А. Красильниковым. Полученные расы он подразделяет по характеру брожения на три группы. Мы считаем нужным подразделить на четыре группы. У первой группы (фиг. 27)

(расы 5, 30, 53 и 21) максимума брожение достигает на третий день, у второй (расы 29 и 3) — также на третий день, но максимум лежит значительно выше, чем у первой. У третьей группы (расы 1 и 42) максимум брожения, по сравнению с первой и второй, запаздывает на одни сутки, у четвертой группы рас (раса 11) брожение начинается на 1—2 сут. позднее и идет медленно, имея своеобразную, невысокую, сплюснутую вершину.

Группы	Кривые	Расы
1	*I*	53, 5
2	*II*	21, 30, 29
3	*III*	11
4	*IV*	1,
5	*V*	42 3



Фиг. 28. Интенсивность размножения новых рас дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* (XII) (по основным группам).
Группы: *I* — 1-я, *II* — 2-я, *III* — 3-я, *IV* — 4-я, *V* — 5-я.

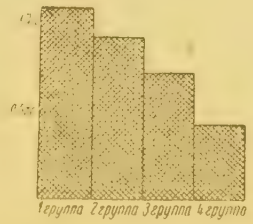
Общее количество выделяемой углекислоты у различных рас разное. Если принять количество выделенной исходной расой CO_2 за 100, то у некоторых рас (53, 5 и 30) это количество равно 116%; у других (42 и 11) — падает до 93%. Амплитуда колебания, следовательно, 21—22%.

Выделенные расы отличаются также интенсивностью размножения и выходом дрожжей — «урожаем». Поставленные в этом направлении опыты сводились к следующему. Для определения интенсивности размножения дрожжей в колбочки, содержащие 50 см³ пивного сусла (Балл. 7), вносилось одинаковое количество дрожжевых клеток (водной взвеси) каждой расы. Колбочки выдерживались при 25° и ежедневно, в течение 8 дн., производился подсчет клеток в камере Тома. Все расы можно, по интенсивности размножения, распределить на пять основных групп (фиг. 28).

В другой серии опытов мы вносили в 100 см³ пивного сусла такое же количество (по числу дрожжевых клеток) водной взвеси каждой расы. Колбочки с суслом выдерживались при 25° в течение 9 сут., после чего дрожжевой осадок отфильтровывался и затем высушивался при 37° до постоянного веса.

Здесь мы можем выделить четыре основные группы:

Группы	Расы
1	11, 30
2	5, 29, 21
3	1, 3, 53
4	42



Фиг. 29. Весовой урожай новых рас дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* (XII) (по основным группам).

Таким образом выход массы дрожжей («урожай») учитывался нами весовым способом (фиг. 29).

При сравнении данных брожения (фиг. 26 и 27) с данными «урожая» (фиг. 29) можно легко видеть, что скорость сбраживания не совпадает с «урожаем» выделенных нами рас, а скорее связана с интенсивностью их размножения (фиг. 28). Расы, быстро растущие, сбраживают сусло более интенсивно, а расы (11 и 42), медленно размножающиеся, бродят сла бее. Помимо разницы в интенсивности брожения, а также в «урожае», разли-

ные расы дрожжей, кроме того, различаются между собою способностью осветлять сусло (табл. 5).

Как видно из табл. 5, степень осветления сусла при сбраживании его различными расами далеко неодинакова. Характерно, что у быстро размножающихся рас (5, 29, 30 и 53) наблюдается почти всегда плохое осветление; наоборот, у медленно размножающихся рас (1, 11 и 42) осветление сравнительно хорошее.

Таблица 5

Степень помутнения и осветления пивного сусла различными расами дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* (XII)

	Расы дрожжей						
	Исходная раса	29	5	53	30	42	11
Степень помутнения сусла	+++	+++	+	+	++++	++	++
Степень осветления сусла	+++	+++	+++++	+++++	+++++	+	++

Помутнение: +++++ очень сильное; ++++ сильное; ++ среднее; + слабое.
Осветление: +++++ очень быстрое; ++++ быстрое; +++ медленное; + очень медленное.

Расы также отличаются по способности разжижать желатину; одни расы (16, 18, 53 и 12) разжижают желатину на 10—15-й день, другие разжижают на 30—40-й день; небольшая часть рас — лишь на третий месяц, но встречаются расы, вовсе не разжижающие желатины.

Количество образовавшихся новых рас после различных сроков (в

Продолжительность высушивания (в сутках)	При 25°, на стекле [1]			При 25°, на фильтровальной бумаге			В вакууме, на стекле			В вакууме, на фильтровальной бумаге		
	число колоний	число рас	%	число колоний	число рас	%	число колоний	число рас	%	число колоний	число рас	%
1	90	7	7.7	85	8	9.4	40	4	10.0	50	4	8
3	40	6	15.0	64	8	12.5	1—2	—	—	8	2	25
5	23	3	13.0	46	6	13.0				2—3	—	
10	14	3	21.0	28	4	14.3				1—2	—	
15	12	2	16.6	20	4	20.0						
25	2—3		—	16	3	18.7						
50				4	1	25.0		—	—			
Итого . .	—	21	—	—	34	—		4			6	—

Высушенные расы, помимо энергии размножения, выхода дрожжевой массы и интенсивности брожения, отличаются как между собой, так и от исходной расы жизнеспособностью. Одни расы (30, 53 и 5) обладают хорошим ростом, хорошо развиваясь на всех питательных средах, другие, — наоборот, слабо развиваются и часто через несколько пересевов погибают. Эти расы, так называемые леталь-

[1] Условия высушивания дрожжей.

ные (8 и 4), имеют обычно бурую окраску колоний: строение клеток этих культур имеет выраженный дегенеративный характер. Плазма клеток имеет мелкозернистое строение, подчас отстает от оболочки, автолизируется и постепенно исчезает. Из числа новых рас мы наблюдали также у некоторых из них (11, 6 и 29) большое количество жира по сравнению с исходной расой.

Оптимум расообразования. Многократные опыты с посевами высушенных дрожжевых клеток на сусло с агаром показали, что наиболее обильное расообразование наблюдается на 3—5-е сутки высушивания. С увеличением сроков высушивания число новых рас не увеличивается. Эта закономерность наблюдалась не только у культур дрожжей, подвергнутых высушиванию при температуре 25°, но и при всех других условиях: в вакууме, при температуре 32° и в эксикаторе с хлористым кальцием (25°).

Приведенная ниже табл. 6 свидетельствует о большой разнице между количеством выросших на сусле с агаром колоний после первых суток и после 30—40 сут. высушивания культуры. Несомненно, что удлинение срока высушивания гибельно влияет на дрожжи.

В количествах (в процентах) образованных новых рас (на основании табл. 6) отмечается некоторое увеличение расообразования в зависимости от увеличения срока высушивания.

Например на бумаге при 25° (табл. 6) культура, высеянная после трехдневного высушивания на сусло-агар, дала 64 колонии, из которых восемь были измененными, явившимися впоследствии новыми расами, что составляет 12.5%. Та же культура, подвергнутая высушиванию в течение 50 дней и высеянная на сусло-агар, дала всего четыре колонии, из которых одна (т. е. 25%) дала начало новой расе.

Более детальное изучение зависимости расообразования от сроков высушивания привело нас к убеждению, что данные о количестве вновь образованных рас, приведенные в табл. 6, не могут служить для обоснования тезиса, что степень расообразования пропорциональна сроку высушивания.

Таблица 6

...ных условиях) высушивания дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* (XII)

В эксикаторе с $CaCl_2$, на стекле			В эксикаторе с $CaCl_2$, на фильтровальной бумаге			При 32°, на стекле			При 32°, на фильтровальной бумаге		
число колоний	число рас	%	число колоний	число рас	%	число колоний	число рас	%	число колоний	число рас	%
60	5	8.3	64	4	6.2	50	6	12.0	70	7	10.0
5		—	18	2	10.2	8	1	12.5	42	5	11.9
2		—	8	2	12.5	2-3	—	—	22	3	13.6
		—	6	1	16.6	1-2	—	—	5	1	20.0
—		—	2	1	50.0	—	—	—	1	—	—
	—										
—		—									
—	5	—	—	10	—	—	7	—	—	16	—

Наоборот, широкое расообразование мы наблюдаем преимущественно в первые сутки высушивания культуры. Это положение подтверждается дальнейшими опытами. Культура, высушенная в течение (на стекле при 25°) 35 дн., при одном засеве дает 2—3—4 колонии. Если же мы произведем 20—25 посевов этой же культуры с таким расчетом, чтобы получить не менее 110—120 колоний, и подсчитаем количество измененных колоний, давших впоследствии новые рас...

го окажется, что оно не превышает количества новых рас, полученных в первые сутки высушивания (табл. 7).

Закономерности или какой-либо последовательности в образовании тех или других определенных рас в зависимости от длительности или условий (температура, вакуум и пр.) высушивания мы не могли установить. Здесь нет какой-либо односторонней направленности. Необходимо, наконец, отметить, что многие дегенеративные расы (4, 8 и 42) (по цвету обычно бурые или шоколадные) обладают, в свою очередь, большой способностью расщепляться и образовывать новые расы, которые имеют уже не бурую, а серовато-белую окраску и вполне устойчивы (фиг. 38).

Таблица 7

Количество образовавшихся новых рас после различных сроков (в различных условиях) высушивания дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* (XII)

(Учет на 100 или более колоний)

Продолжительность высушивания (в сутках)	При 25°, на стекле [1]			При 25°, на фильтровальной бумаге			При 32°, на стекле			При 32°, на фильтровальной бумаге		
	число колоний	число рас	%	число колоний	число рас	%	число колоний	число рас	%	число колоний	число рас	%
1	144	12	8.3	120	11	9.2	116	12	10.3	123	13	10.5
3	132	16	12.1	128	15	11.7	104	10	9.6	115	11	9.5
5	110	11	10.0	124	15	12.1	—	—	—	114	10	7.1
10	106	11	10.4	108	9	8.3	—	—	—	108	8	7.3
15	103	9	8.7	104	8	7.7	—	—	—	103	8	7.6
25	100	7	7.0	112	6	5.25	—	—	—	—	—	—
50	—	—	—	102	5	4.9	—	—	—	—	—	—

Влияние повторного высушивания на новые расы *Saccharomyces cerevisiae* (XII)

При изучении повторного высушивания нас интересовали четыре вопроса: 1) степень устойчивости новых рас по отношению к повторному высушиванию; 2) морфологические и культуральные изменения новых рас в связи с повторным высушиванием; 3) расообразование новых рас; 4) отбор для практических целей рас дрожжей, более устойчивых к высушиванию.

Методика исследования оставалась прежней, т. е. из отобранных новых рас делались одинаковые по количеству клеток водные эмульсии (путем подсчета клеток в камере Тома), которые наносились по 0.2 см³ на фильтровальную бумагу и на покровные стеклышки. Стеклышки и бумажки с нанесенными на них капельками эмульсии дрожжей помещались в крупные чашки Коха и ставились в термостат при 25°. Обычно через 30—40 мин. капельки уже высыхали. Дрожжи в таких условиях подвергались высушиванию до 90 дн. Стеклышки и фильтровальные бумажки с высушенными на них дрожжевыми клетками от времени до времени вносились в колбочки с суслом (Ба ll. 7°, pH 5.8), снабженные бродильными затворами. На основании сохранения дрожжами способности размножаться и сбраживать сусло, мы выясняли степень их жизнеустойчивости к высушиванию.

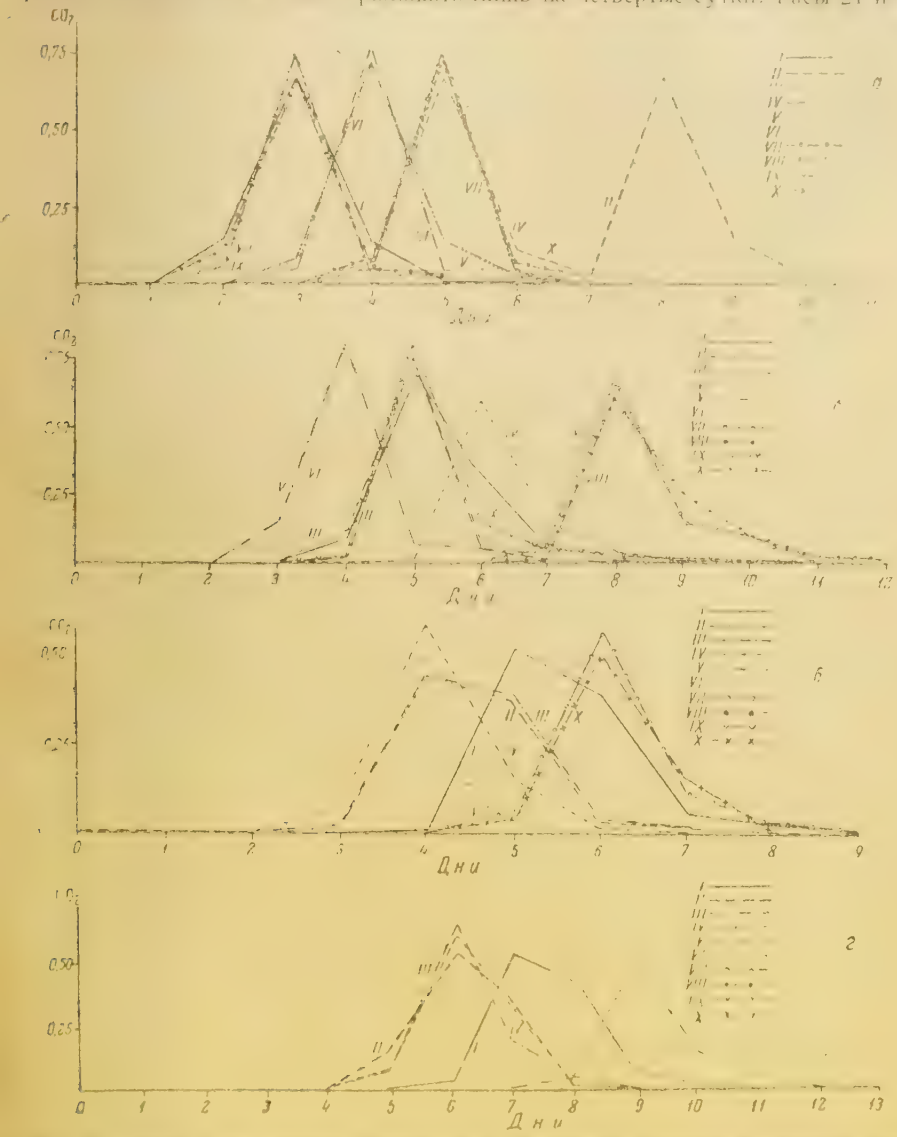
Всего было взято 10 культур: расы 29, 3, 1, 5, 30, 53, 11, 42, 21 и исходная форма.

После 5-суточного высушивания на стекле (фиг. 30, *а*) исходная культура *Saccharomyces cerevisiae* (XII), расы 5 и 53 дали размножение и забраживание сусла на вторые сутки. Расы 29, 21, 30 — на третьи сутки, расы 1, 11, 3 — на четвертые сутки и раса 42 — лишь на седьмые сутки.

Через 25 сут. высушивания (фиг. 30, *б*), исходная культура *Saccharomyces cerevisiae* проявила энергичное брожение на четвертые сутки, достигая максимума брожения в конце пятых суток, раса 5 вызывала брожение на третьи сутки,

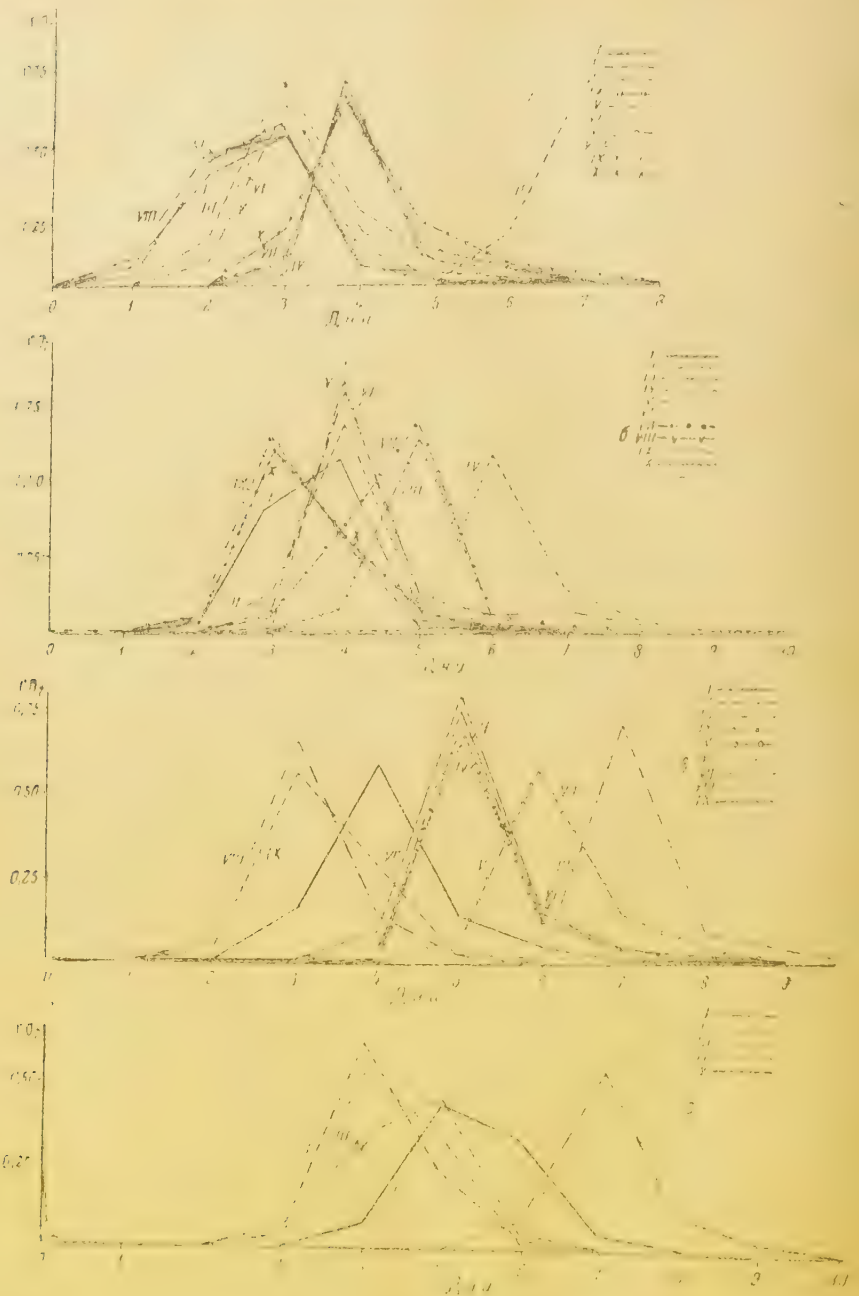
[1] Условия высушивания дрожжей.

но максимума брожения достигала, как и раса 53, лишь в конце четвертых сут., раса 30 начала интенсивно сбраживать лишь на четвертые сутки. Расы 21 и 29



Фиг. 30. Кривые хода брожения пивного сусла, вызванного дрожжевыми клетками новых рас *Saccharomyces cerevisiae* (XII) после повторного их высушивания на стекле в течение:
а — 5 сут. (расы: *I* — исходная, *II* — 42-я, *III* — 29-я, *IV* — 11-я, *V* — 21-я, *VI* — 30-я, *VII* — 3-я, *VIII* — 5-я, *IX* — 53-я, *X* — 1-я); *б* — 25 сут. (расы: *I* — исходная, *II* — 30-я, *III* — 29-я, *IV* — 3-я, *V* — 5-я, *VI* — 53-я, *VII* — 21-я, *VIII* — 1-я, *IX* — 11-я); *в* — 50 сут. (расы: *I* — исходная, *II* — 30-я, *III* — 53-я, *IV* — 5-я, *V* — 29-я, *VI* — 21-я); *г* —75 сут. (расы: *I* — исходная, *II* — 30-я, *III* — 5-я, *IV* — 53-я, *V* — 29-я).

начали медленно забраживать на четвертые сутки; раса 3 начала едва заметно бродить в конце пятых суток и достигала максимума брожения на шестые сутки; расы 11 и 1 дали брожение лишь на седьмые сутки; раса 42 вовсе не забродила



Фиг. 31. Кривые хода брожения пивного сусла, вызванного дрожжевыми клетками новых рас *Saccharomyces cerevisiae* (XII) после повторного их высушивания на фильтровальной бумаге в течение:

а — 5 сут. (расы: *I* — исходная, *II* — 42-я, *III* — 29-я, *IV* — 11-я, *V* — 21-я, *VI* — 30-я, *VII* — 3-я, *VIII* — 6-я, *IX* — 53-я, *X* — 1-я); *б* — 25 сут. (расы: *I* — исходная, *II* — 53-я, *III* — 21-я, *IV* — 42-я, *V* — 3-я, *VI* — 30-я, *VII* — 11-я, *VIII* — 1-я, *IX* — 29-я, *X* — 5-я); *в* — 50 сут. (расы: *I* — исходная, *II* — 21-я, *III* — 11-я, *IV* — 29-я, *V* — 3-я, *VI* — 30-я, *VII* — 1-я, *VIII* — 6-я, *IX* — 53-я); *г* — 75 сут. (расы: *I* — исходная, *II* — 5-я, *III* — 53-я, *IV* — 29-я, *V* — 30-я).

После 50 сут. высушивания (фиг. 30, *в*) исходная культура дала едва заметное забраживание сусла на четвертый день, достигая максимума на пятый день; расы 5, 30, 53 забродили на третий день, достигнув максимума на четвертый день; расы 21 и 29 начали сбраживать сусло на пятый день; расы 3, 42, 11 и 1 совсем не вызывали брожения.

Каждая вышеприведенная кривая является средней пяти повторных опытов. Последующие опыты с высушиванием дрожжей мы проводили на тех же культурах, но на фильтровальной бумаге. Так, после 5-суточного высушивания на фильтровальной бумаге (фиг. 31, *а*), исходная культура *Saccharomyces cerevisiae* (XII), расы 5 и 53 начали сбраживать сусло в первые сутки, расы 29, 21 и 30 — на второй день, расы 1 и 11 — на третий день и раса 42 вызвала брожение лишь на шестой день.

Через 25 сут. высушивания (фиг. 31, *б*) исходная раса *Saccharomyces cerevisiae* (XII), а также расы 29 и 5 начали забраживать сусло на вторые сутки; расы 21, 30, 3 и 53 — на третьи сутки; раса 1 начала медленно забраживать в конце третьих суток, раса 11 забродила на четвертые сутки, причем брожение протекало медленнее и с менее резким подъемом кривой, чем у рас 30, 53 и 21. Раса 42 начала забраживать в конце пятых суток.

После 50-суточного высушивания (фиг. 31, *в*) исходная форма сразу дала энергичное брожение на сусле на третий день. У рас 5 и 53 брожение наступило на сутки раньше исходной расы; расы 30, 21, 1 и 29 забродили на четвертые сутки, раса 3 — на пятые сутки, а раса 11 начала забраживать лишь на шестые сутки, достигнув максимума брожения на седьмые сутки.

Наконец, через 75 сут. высушивания (фиг. 31, *г*) исходная раса *Saccharomyces cerevisiae* начала бродить на четвертые сутки. Расы 53 и 5 начали медленно забраживать на третьи сутки и достигали максимума брожения на четвертые сутки; раса 29 забродила на шестые сутки. Раса 11 — на седьмые сутки и раса 3 — на восьмые сутки; у двух последних рас кривые брожения несколько необычны, не имеют резкого подъема и принимают своеобразное плоское очертание. (На фигуре не показаны.)

Путем повторного высушивания лабораторным способом новых рас нам удалось выделить те из них, которые при вторичном высушивании оказывались несравненно более устойчивыми к этому фактору, чем исходная раса *Saccharomyces cerevisiae*. Эти данные поставили нас перед необходимостью произвести повторные опыты, но в несколько более широких масштабах, приближаясь к полупроизводственным условиям.

Морфологические изменения новых рас при повторном высушивании

Нами были взяты, как это указывалось выше, стойкие расы, т. е., которые сохранили приобретенные признаки в продолжение одного года, пройдя за это время десятки пересевов.

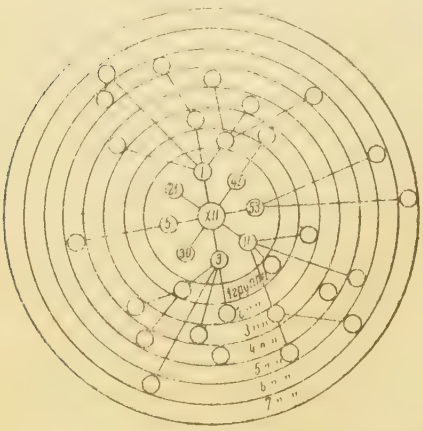
При вторичном высушивании некоторые из новых рас (51, 42, 53) на протяжении всего указанного 75-дневного периода высушивания обнаружили слабые признаки расщепления, другие из новых рас (3, 11 и 1) дали бо́льшое расщепление. Так, напр., расы 3, 1 и 11 обнаружили довольно обильное расообразование. Во многих случаях у новых рас повторяются одни и те же морфологические и физиологические признаки.

И если исходить из формы и величины клеток, то получается тот же ряд культур, в основном сходных с описанными выше семью группами культур первичного расщепления. Также повторяются и их культуральные признаки.

Если расположить по концентрическим кругам расы, полученные при повторном высушивании, положив в основу не культуральные, а морфологические признаки клеток, то происхождение этих рас представится в следующем виде (фиг. 32).

Как изложено выше, многие расы, указанные в схеме, тождественны тем или другим ранее полученным при высушивании расам. Поэтому останавливаться на описании их нет ни теоретического, ни практического смысла.

В заключение мы должны указать, что вторичное расообразование, так же как и первичное расообразование, последовательной закономерностью (в части образования определенных рас) не обладает. Расы с зернистой поверхностью (извилистые, бугристые или гладкие) могут давать в результате дальнейшего расщепления самые различные колонии.



Фиг. 32. Схема вторичного расообразования новых рас дрожжей *Saccharomyces cerevisiae*.

Цифры в кружках обозначают номер новых рас дрожжей. Центральный кружок с обозначением „XII" есть исходная раса дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* (XII)

Следует также подчеркнуть, что некоторые расы (21 и 30) при повторном продолжительном высушивании не проявляют признаков нового расообразования, стойко сохраняя все свои признаки.

Высушивание является мощным фактором расообразования у дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* (XII). Некоторые из выделенных рас более энергично сбраживают пивное сусло, чем исходная раса. Расы отличаются также по интенсивности размножения, по выходу дрожжей — «урожаю».

Наибольшее расообразование наблюдается в первые дни высушивания. Удлинение срока высушивания не увеличивает количества полученных рас.

Выделенные новые расы, подвергнутые повторному высушиванию, оказались к нему устойчивыми в различной степени, причем некоторые новые расы оказались более устойчивыми, чем исходная раса. При повторном высушивании лишь некоторые из числа новых рас не обнаруживали признаков дальнейшего расщепления. Процесс расщепления у рас может итти от гладких (S) к складчатым (R) и наоборот (R ⇆ S).

Новые расы *Saccharomyces cerevisiae* (XII) с точки зрения их производственной ценности

Путем ряда экспериментальных исследований Ганзен обнаружил, что при консервировании дрожжей возникают новые клетки, отличные от первоначальных клеток посева.

Ганзен справедливо считал свое открытие имеющим не только теоретическое значение, но и большой практический интерес. В своей книге «Gesammlung theoretischer Abhandlungen» Ганзен пишет, что субстраты (пивное сусло, сусло-желатина, раствор тростникового сахара), применяемые для консервирования дрожжей, подчас способствуют образованию новых вариаций. Последние могут иметь совершенно отличные от исходной расы физиологические свойства. Ясно, что это может влиять на качество того продукта, в производстве которого эти расы дрожжей будут использованы. Ганзен указывает, что от метода сохранения дрожжей требуется не только, чтобы данный вид оставался живым, но чтобы он сохранял и все свои свойства.

По мнению Ганзена, лучшим методом в этом смысле будет тот, посредством которого сохраняемые клетки возможно скорее приходят в состояние «покоя». Далее он указывает, что дрожжи, сохраняемые в таких питательных субстратах, как пивное сусло, сусло желатина и отчасти раствор тростникового сахара

способны даже в очень старых культурах давать новые генерации. Последние, развиваясь в совершенно непормальных условиях, конечно, могут видоизменяться. Таким образом практически эти субстраты не могут служить для консервирования дрожжей. Определенная раса дрожжей, сохраняемая на вышеперечисленных субстратах, зачастую может изменять свои свойства и не дать тех желательных результатов, которые она давала до консервирования. При этом вновь приобретенные или утраченные свойства могут надолго сохраняться или отсутствовать в культуре и передаваться по наследству.

Изменчивость культуры выражалась в изменении характера осадка, степени осветляемости пива и пр.

Ганзен считал, что лучшим методом, приводящим дрожжевые клетки в состояние «покоя», является высушивание. Исходя из своих теоретических предпосылок, он признал, что этот метод лучше других сохраняет свойства и особенности данного вида дрожжей. Однако наши исследования опровергают высказанное Ганзеном предположение, что состояние «покоя» дрожжевой клетки в высушенном виде есть фактор, способствующий сохранению вида.

Мы, наоборот, доказали, что сушка дрожжей, приводящая клетки в состояние «покоя» (анабиоза), глубоко изменяет их свойства и влияет также на будущее поколение, являясь в некоторых случаях причиной образования новых рас. Эти новые расы, возникшие под влиянием высушивания, могут практически оказаться, по сравнению с исходной расой, более или менее устойчивыми к высушиванию.

Мы не проводили работы по сравнительному изучению различных методов сохранения дрожжей, поэтому мы не можем определенно подтвердить мнение о том, что метод высушивания действительно является лучшим методом консервирования дрожжей. Несомненно лишь, что для практических целей метод высушивания дрожжей может быть широко применен. В настоящее время Центральная научно-исследовательская лаборатория бродильной промышленности Наркомместпрома РСФСР, под руководством проф. Гивартовского, производит сушку дрожжей в массовом масштабе для нужд винокуренной промышленности. Наши исследования, производившиеся в полупроизводственной обстановке, подтверждают результаты, полученные нами в лабораторных условиях.

Проф. Гивартовский и сотрудник руководимой им лаборатории тов. Королев оказали мне содействие в высушивании в полупроизводственных условиях отобранных мною шести рас дрожжей 5, 29, 42, 11, 53 и *Saccharomyces cerevisiae* (XII) (исходная) в количестве, необходимом для проведения нескольких серий опытов брожения. Я не привожу здесь методики и всех деталей сушки дрожжей, которые сводились к тому, что все расы высушивались при аэрации в одних и тех же условиях при температуре 32° и в высушенном состоянии содержали 12% воды.

Высушенные расы дрожжей были нами испытаны в первую очередь в хлебопечении. Опытные выпечки хлеба производились в Центральной лаборатории Ленинградского треста хлебопечения под наблюдением технолога лаборатории Ф. Картавщикова.

О методике выпечки легко можно судить по ведомости технологического процесса (табл. 8). Отступления от обычно принятой методики заключались в различных условиях выпечки хлебцев. Так, 28 и 29 ноября 1935 г. они пеклись при 220° — 23 мин., а 21 и 22 декабря 1935 г. выпечка проходила при 250° — 20 мин. Но в последнем случае была соблюдена общая сумма градусов на единицу времени, так что отступление в конечном счете было выравнено (табл. 9). Все опыты проведены с одним сортом муки (района Улеши).

Обобщая данные табл. 8 по трем главным признакам — 1) объем теста, 2) общее время брожения и 3) объем хлеба, — мы получим следующую картину (табл. 9).

Как это видно из общих таблиц 8 и 9, во всех опытах, на ряду с прессованными дрожжами, наибольшей подъемной силой обладали сухие дрожжи расы 5.

Технологический процесс бро

№ культуры	Сорт муки	Водопоглощающая способность	Всего на выпечку: муки (в г)	воды (в см³)	дрожжей (в г)	соли (в г)	t° воды	t° термостата	t° теста: конечная	t° теста: начальная	Объем теста: начальный	Объем теста: первого подъема	Объем теста: максимальный	Брожение первого подъ: начальное	Брожение первого подъ: конечное
Опыт 2															
1 (пр. др., контроль)[1] . . .	Пш. 85%	54	100	54	3	15	40	35	29	34	140	350	500	10.15	11.2
2 (раса XII) .		54	100	44	3	15	40	35	29	—	140	—	—	10.25	—
3 (раса 29) . .		54	100	44	3	15	40	35	29	—	140	—	—	10.30	—
4 (раса 5) . .		54	100	44	3	15	40	35	29	36	140	350	450	10.35	1.4
Опыт 29															
1 (пр. др., контроль)	Пш. 85%	54	100	54	0.85	1.5	35	30	28	30	140	350	550	9.50	12.3
2 (раса XII) .		54	100	44	0.85	1.5	35	30	28	—	140	—	—	9.58	—
3 (раса 29) . .		54	100	44	0.85	1.5	35	30	28	—	140	—	—	10.01	—
4 (раса 5) . .		54	100	44	0.85	1.5	35	30	28	32	140	350	425	10.05	12.3
Опыт															
1 (пр. др., контроль) . . .	Пш. 85%	56	100	56	0.85	1.5	35	30	29	30	140	350	425	9.40	10.4
2 (раса 53) . .		56	100	46	0.85	1.5	35	30	29	30	140	350	425	9.50	10.5
3 (раса 42) . .		56	100	46	0.85	1.5	35	30	29	30	140	350	425	9.55	11.4
4 (раса 11) . .		56	100	46	0.85	1.5	35	30	29	30	140	275	—	10.00	11.4
Опыт															
1 (пр. др., контроль) . . .	Пш. 85%	55	100	55	0.85	1.5	35	30	29	31	140	350	475	9.35	11.0
2 (раса 53) . .		55	100	45	0.85	1.5	35	30	29	30	—	350	375	9.45	12.1
3 (раса 42) . .		55	100	45	0.85	1.5	35	30	29	30	—	350	375	10.00	13.3
4 (раса 51) . .		55	100	45	0.85	1.5	35	30	29	30	—	350	375	10.05	14.2
5 (раса 5) . .		55	100	45	0.85	1.5	35	30	29	32	—	350	400	10.15	11 5

[1] Контролем служили обычные хлебные прессованные дрожжи.

Таблица 8

ения теста и выпечки хлебцев

ста ма минимальное	Брожение теста второго подъема: начальное	конечное	минимальное	Растительность в формах: начальная	конечная	минимальная	Общее время брожения	Выпечка: начало	конец	минимум	t° печи Вернандера и Пирланд	Анализ хлеба: Вес горячего	холодного	Объем (в см³)	уд. рес	прилек	кислотность
I 1935 г.																	
70	11.25	13.25	00	13.28	14.28	6.0	250	14.29	14.52	23	220°	136	128	370	0.32	28	2.2
—	}							Прекращено									
70	11.45	14.20	155	14.22	15.36	74	296	15.37	16.0	23	220	145	139	280	0.45	30	3.0
I 1935 г.																	
160	12.30	13.40	70	13.42	14.40	58	288	14.41	15.04	23	220	145	137	350	0.33	37	2.2
—								Прекращено									
150	12.35	14.01	86	14.04	14.54	50	286	14.55	15.18	20	220	145	138	280	0.46	38	2.5
II 1935 г.																	
67	10.47	11.35	48	11.36	12.20	53	168	12.30	19.50	20	250	142	135	320	0.40	35	2.0
60	10.56	12.04	74	12.05	13.14	69	203	13.15	13.35	20	250	152	147	310	0.10	47	2.6
114	11.50	13.52	122	13.54	15.02	68	304	15.0	15.2	20	250	152	145	330	0.42	45	2.6
282	14.43							Прекращено									
II 1935 г.																	
85	11.01	12.43	102	12.45	13.35	50	237	13.37	13.57	20	250	148	142	310	0.43	42	2.4
150	12.16	15.16	180	15.17	16.20	63	393	16.22	16.41	20	250	145	142	290	0.52	42	2.8
215	13.36	16.39	173	16.31	17.55	84	472	17.56	18.16	20	250	142	138	260	0.51	38	3.0
								Прекращено									
95	11.51	14.18	147	12.20	15.23	63	305	15.24	15.44	20	250	143	138	240	0.54	38	2.6

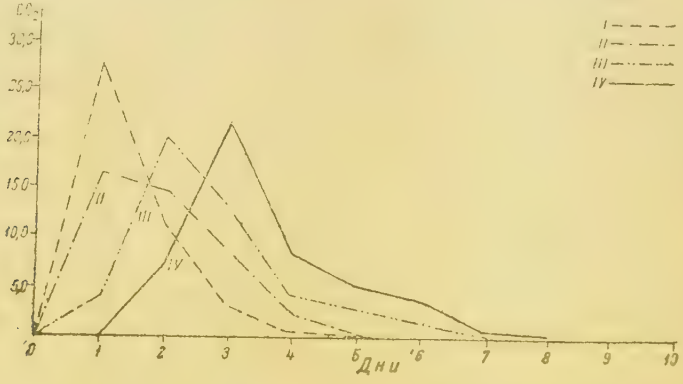
Таблица 9

Данные по испытанию чистых культур высушенных дрожжей по главным трем признакам (Объем теста, общее время брожения и объем хлебца)

№ чистой культуры дрожжей	28 XI 1935 г.			29 XI 1935 г.			21 XII 1935 г.			22 XII 1935 г.		
	объем теста	общее время	объем хлебца	объем теста	общее время	объем хлебца	объем теста	общее время	объем хлебца	объем теста	общее время	объем хлебца
1 (пр. др., контроль)[1]	500	250	370	550	288	350	425	168	320	475	237	310
2 (раса XII)	Прекращено											
3 (раса 29)												
4 (раса 5)	450	299	280	425	286	280	Опыт не ставился			400	305	240
5 (раса 53)	Опыт не ставился						425	203	340	375	393	255
6 (раса 42)							425	304	330	375	477	250
7 (раса 11)							350	448	280	—	—	—

Через три недели опыты были повторены. Раса 5 не утратила своих бродильных свойств.

Во всех опытах, помимо прессованных хлебных дрожжей, брались высушенные дрожжи исходной расы *Saccharomyces cerevisiae*. Эти дрожжи совершенно не проявляли способности поднимать тесто. Также не поднимали теста расы 29 и 42 (плохо).



Фиг. 33. Брожение пивного сусла высушенными дрожжами новых и исходной рас *Saccharomyces cerevisiae* (XII).

Расы: *I* — 5-я, *II* — 30-я, *III* — 53-я, *IV* — *Saccharomyces cerevisiae* (XII).

Дальнейшие исследования шли в направлении изучения степени интенсивности брожения пивного сусла.

В этом направлении были проведены следующие опыты: брались навески по 2 г сухих дрожжей, которые вносились непосредственно в колбы, содержащие по 750 см³ сусла (Балл. 13°, pH 6.0) и снабженные бродильными затворами. Брожение проходило при 23° в течение 9 дн. Учет сбраживания сусла производился весовым способом по потере CO_2. Фиг. 33 показывает средние данные двух опытов.

Опыты осуществлялись в лаборатории пивоваренного завода «Красная Бавария» I Пищепромкомбината в Ленинграде. Как видно на фиг. 33, лучше

[1] Контролем служили обычные хлебные прессованные дрожжи.

всего сбраживают сусло расы 5 и 30, за ними следует раса 53; дрожжи исходной расы *Saccharomyces cerevisiae* (XII) слабее сбраживают сусло.

Таким образом дрожжи исходной расы в высушенном состоянии слабее сохраняют свою бродильную способность, чем расы 5, 30 и 53, возникшие в свое время в результате расообразования исходной расы.

Но отличия не ограничиваются бродильной способностью; помимо различия в сбраживании, расы отличаются и по конечным продуктам брожения. Ниже прилагаются анализы пива, вернее, тех конечных продуктов, которые обычно регистрируются заводской лабораторией (табл. 10)

Таблица 10

Анализы пива, сброженного различными расами высушенных дрожжей *Saccharomyces cerevisiae*

Расы дрожжей	Анализы			
	Экстракты		Алкоголь (в вес. %)	Кислотность
	видимый	действительный		
Исходная *Saccharomyces cerevisiae* (XII)	2.63	4.35	3.82	5.6
5	2.30	4.05	4.56	6.2
53	2.40	4.11	4.32	4.6
42	2.68	4.32	4.02	6.1
30	2.84	4.68	3.90	6.9
29	3.12	4.74	3.84	7.2
11	2.90	4.44	4.14	7.4

Последним этапом нашей работы было испытание высушенных рас дрожжей на сбраживание винокуренных картофельных заторов. Картофельные заторы нам любезно были предоставлены проф. А. П. Ситниковым из полузаводской опытной станции Научно-исследовательского института винокуренной промышленности. Подкисление картофельного затора мы проводили культурой бактерий Дельбрюка, согласно методике, принятой для закисания картофельных заторов (проф. А. А. Фукс. Руководство по производству спирта, ч. II. стр. 55).

Опыты по сбраживанию картофельных заторов были поставлены с культурами, высушенными 7 мес. назад. Брожение проводилось с 600 см³ затора (Балл. 17°, кислотность по Дельбрюку 0.6°, pH 5.9). Содержание сахара в заторе без гидролиза 6.8%, (на мальтозу) и с гидролизом 8.2%, (на глюкозу). Опыты проводились при температуре 25°. Среднее двух опытов дало нам следующие результаты (табл. 11).

Таблица 11

Сбраживание картофельных заторов высушенными дрожжами

Культуры дрожжей	Брожение заторов					
	Сахар (в %)		Общая кислотность (в см³)	Летучая кислотность (в %)	Спирт	
	без гидролиза	с гидролизом			объемн. %	вес. %
Раса 5	0.93	4.6	14.1	0.52	8.56	6.88
„ 53	2.62	5.53	7.54	3.27	5.55	4.45
Исходная раса	4.68	7.5	14.92	3.09	4.43	3.53
Раса 30	2.31	4.8	13.899	1.81	7.58	6.09

Быстрее и интенсивнее сбраживали затор расы 30 и 5, слабее — раса 53 и плохо — исходная раса *Saccharomyces cerevisiae* (XII).

Наши наблюдения, проведенные на протяжении полутора лет, нельзя считать окончательными, а только — ориентировочными, требующими постановки дальнейших исследований в условиях заводских лабораторий.

Полученные нами данные бесспорно доказывают, что при сушке дрожжей мы можем, при внимательной регистрации их состояния, наблюдать возникновение новых рас. Отбор и изучение этих новых рас, несомненно, даст возможность отобрать расы дрожжей, более устойчивые к высушиванию, нежели исходная раса, при сохранении ее основных качеств, а следовательно, и сохранении ее производственного значения.

ВЫВОДЫ

Результаты исследования показали, что существует большая разница в способности высушенных дрожжей прорастать и размножаться на твердых и жидких питательных средах. На жидких средах число жизнеспособных дрожжевых клеток после высушивания значительно больше, чем дает подсчет колоний на твердых средах (сусло-желатина и сусло-агар), — обстоятельство, имеющее большое значение в оценке жизнестойкости дрожжей при сушке.

Указания Мирбека, Эйлера и Бартеля, что прорастание дрожжевых клеток после их сушки при температуре 33° составляет от 1/20000 до 1/4000 исходного количества дрожжей, — неточны.

Многократные опыты удостоверили, что при посеве недолго сушеных (от 1 до 5 сут.) дрожжей на сусло с агаром количество колоний только в 5—15 раз меньше количества колоний дрожжей, не подвергавшихся высушиванию. Количество развившихся колоний, как правило, зависит от длительности и, в особенности, от условий сушки.

Условия высушивания дрожжей имеют большое значение для сохранения их жизнеспособности. Дрожжи, высушенные на стекле, погибают быстрее, чем высушенные на фильтровальной бумаге. Сушка дрожжей в эксикаторе в присутствии хлористого кальция или в вакууме (18 мм) губительно отражается на дрожжах.

В зависимости от продолжительности высушивания дрожжей задерживается забраживание сусла. Различные условия сушки дрожжей оказывают также влияние на сроки последующего забраживания. Высушенные на фильтровальной бумаге дрожжи забраживают быстрее, чем дрожжи, высушенные на стекле. У дрожжей, высушенных в эксикаторе с хлористым кальцием или в вакууме, забраживание сусла запаздывает по сравнению с забраживанием, вызываемым дрожжами, высушенными при обычных условиях — при 25 и 32°.

Дрожжевая клетка реагирует на высушивание несколько иначе, чем на действие, напр., лучистой энергии или ряда химических факторов, хотя в основном она укладывается в установленную схему трех фаз (стимуляции, депрессии и некроза). Увеличения вакуолизации в данном случае не наблюдается.

Засушенные дрожжевые клетки, почти без исключения прокрашиваются водным раствором метиленовой синьки (1 : 10 000), что, однако, еще не означает гибели клеток. Эти клетки способны размножаться. Таким образом предложенный Генненбергом метод определения количества мертвых клеток окраской сильно разведенным раствором метиленовой синьки в данном случае не дает правильных результатов.

Высушивание является мощным фактором расообразования у дрожжей *Soccharomyces cerevisiae* (XII). Выделенные расы отличаются друг от друга морфологическими, культуральными и физиологическими признаками. Некоторые из выделенных рас энергичнее сбраживают пивное сусло, чем исходная раса. Расы отличаются также по интенсивности размножения и по «выходу» дрожжей. Скорость сбраживания сусла связана с интенсивностью размножения.

Расы, быстро растущие (5, 33, 21 и 30), сбраживают сусло более интенсивно, а расы, медленно размножающиеся (11, 1 и 42), бродят медленнее и слабее.

Наибольшее количество расообразования происходит в первые дни высушивания. Увеличение продолжительности высушивания не повышает расообразования. Закономерностей в образовании новых рас, в зависимости от продолжительности или условий высушивания, не обнаружено.

Выделенные новые расы, подвергнутые повторному высушиванию, оказались по отношению к нему устойчивыми в различной степени; некоторые из этих рас (5, 30 и 53) оказались устойчивее, чем исходная раса [*Saccharomyces cerevisiae* (XII)].

При повторном высушивании некоторые из числа новых рас не обнаруживали признаков дальнейшего расщепления; другие, наоборот, дали вновь довольно обильное расообразование. Вторичное расообразование, так же как и первичное, не обладает закономерностью в смысле образования определенных рас.

Расы с зернистыми, извилистыми, бугристыми или гладкими поверхностями гигантских колоний могут давать в результате расщепления самые различные по характеру поверхностей колонии. Процесс расщепления может итти от гладких (S) к складчатым (R) и наоборот ($R \leftrightarrows S$).

Большинство современных литературных данных, касающихся проблемы анабиоза, не затрагивают вопроса о том, какие наследственные изменения претерпевает организм после пребывания в анабиотическом состоянии. Большинство исследований отмечают, что высыхание, доводящее организм до состояния покоя, есть способ сохранения его свойств и особенностей на продолжительное время.

Наши опыты над высушиванием дрожжей показали, что высушивание и следующие за ним прорастание и развитие не только изменяют свойства дрожжей, непосредственно подвергнутых высушиванию, но и оказывают влияние на их будущие поколения; они являются причиной образования новых рас.

Шесть наших новых рас, наиболее устойчивых к высушиванию, были высушены в производственных условиях (в Бродильной лаборатории Наркомместпрома). Эти расы были испытаны на брожение в тесте и на сбраживание пивных и картофельных (винокуренных) заторов и дали следующие результаты.

1) Подъемная сила сушеных дрожжей двух рас несколько уступала прессованным дрожжам. Сушеные дрожжи исходной расы *Saccharomyces cerevisiae* (XII) совсем не поднимали теста.

2) Сушеные дрожжи рас 5, 30 и 53 быстрее и интенсивнее сбраживали пивное сусло по сравнению с сушеными дрожжами исходной расы *Saccharomyces cerevisiae*.

3) Сушеные дрожжи рас 5 и 30 интенсивнее сбраживали картофельные заторы, чем расы *Saccharomyces cerevisiae* (XII) и 53.

Препараты сухих дрожжей исходной расы *Saccharomyces cerevisiae* (XII) вообще плохо сбраживали картофельные заторы.

Получение хороших препаратов сухих дрожжей зависит от двух моментов: а) от устойчивости дрожжей к высушиванию и b) от способа сушки дрожжей.

Дрожжи, способные хорошо сохранять при высушивании свою жизнеспособность, можно получать не только путем массовой селекции из природы, но, согласно нашим опытам, также путем отбора новых рас, возникших в процессе расообразования. Обильное расообразование при сушке дрожжей дает возможность отобрать такие расы, которые оказываются более устойчивыми к высушиванию, нежели исходная раса, и сохраняют при этом наиболее характерные ее физиологические свойства, в том числе и имеющие производственное значение.

В заключение мы должны заявить, что наши исследования привели нас к мысли о полной необходимости организации на предприятиях по сушке дрожжей специального микробиологического контроля над происходящими изменениями у дрожжей. Тщательное изучение характера изменений у дрожжей под влиянием сушки, в особенности отбор вновь возникших рас и последующее испытание их свойств, открывают широкие перспективы в улучшении качества высушенных дрожжей.

ЛИТЕРАТУРА

1. Belonubeck Antonin (Цит. по: Е. Гансен. Ges. theoret. Abhandlungen, S. 294). — 2. Cagniard Latour (Цит. по: Е. Гансен. Ges. theoret. Abhandlungen, S. 294). — 3. Баландин. (Цит. по: Е. Гансен. Ges. theoret. Abhandlungen, S. 294). — 4. Pasteur L. 1876. Etudes sur la bière, p. 80. — 5. Kayser N. 1889. Einwirkung der Wärme auf die Hefe. Ann. Inst. Past., 10, p. 513. — 6. Kayser N. 1890. Beiträge zur Kenntnis der Weinhefen. Ann. Inst. Past., 6, p. 321. — 7. Kayser N. 1895. Über die Lebensdauer der Hefen. La Bière, 24, p. 14. — 8. Hansen E. u. Klöcker. Die neuen Versuche mit eingetrockenten Zellen. Ges. theoret. Abhandlungen, S. 300. — 9. Will H. 1896. Einige Beobachtungen über Lebensdauer getrockenter Hefe. Ztschr. f. d. Ges. Brauw., 19, S. 453. — 10. Henneberg W. Handbuch der Gärungsbakt., I, 333. — 11. Buchner E. u. Buchner Hans. 1903. Die Zymasegärung. Untersuchungen über den Inhalt der Hefezellen und die biologische Seite des Gärungsproblems. München. — 12. Kostytschew S., Medwedew G. u. Kardo-Sysojewa H. 1927. Über Alkoholgärung. H.-S. Ztschr. f. physiolog. Chemie, 168, S. 244. — 13. Abderhalden E. 1926. Fermentforschung, 8, S. 579. — 14. Sobotka H. 1924. Zur Kenntnis der Trockenhefe. H.-S. Ztschr. f. physiolog. Chemie, 134, S. 1. — 15. Myrbäck K. u. Euler Hans. 1929. Untersuchungen über Trockenhefe. H.-S. Ztschr. f. physiolog. Chemie, 18, SS. 226 u. 237. — 16. Euler H. u. Barthel. Chr. 1926. Gärung und Wachstum getrockenter Hefezellen. H.-S. Ztschr. f. physiolog. Chemie, 159, S. 85. — 17. Красильников Н. О жизнеспособности дрожжей после пребывания их в спирте. Микроб. журн., 9, стр. 1. — 18. Иванов Н. и Трайнина Ф. 1933. Опыты применения сухих дрожжей при хлебопечении. Тр. Центр. н.-и. биохим. инст. пищ. и вкус. пром., т. 3, тетр. 3, стр. 29. — 19. Красильников Н. 1934. Образование рас у *Saccharomyces cerevisiae*. Изв. Акад. Наук СССР, ОМЕН, 2—3, стр. 335. — 20. Мейсель М. 1928. Влияние хлороформа на развитие дрожжей. Микроб. журн., 6, стр. 225. — 21. Мейсель М. 1932. Действие цианистых солей на развитие дрожжей. Изв. Акад. Наук СССР, ОМЕН, 9, стр. 1337. — 22. Имшенецкий А. 1935. Образование рас у дрожжей под влиянием собственных продуктов жизнедеятельности. Микробиология, 4 стр. 3. — 23. Кондратьева Т. 1934. Влияние сотрясения на дрожжи. Изв. Акад. Наук СССР, ОМЕН, 5, стр. 653. — 24. Стадниченко Н. 1924. О действии кокаина на дрожжи. Изв. Акад. Наук, ОМЕН, 5. — 25. Hansen E. Chr. 1898. Über die Variation bei den Bierhefepilzen und bei andern Saccharomyceten, Centralbl. f. Bakt., II Abt., S. 4. — 26. Hansen E. Chr. 1905. Experimental studies on the variations of yeast cells. Ann. of Botany, 9. — 27. Hansen E. Chr. 1905. Oberhefe und Unterhefe. Centralbl. f. Bact., II Abt., 15, S. 353. — 28. Hansen E. Chr. 1907. Oberhefe und Unterhefe. Studien über Variation und Erblichkeit. Centralbl. f. Bakt., II Abt., 18, S. 577. — 29. Beijerinck M. 1897. Weitere Beobachtung über die Oberhefe. Centralbl. f. Bakt., II Abt., тетр. 3. — 30. Lepeschkin W. 1903. Zur Kenntnis der Erblichkeit bei den einzelligen Organismen. Centr. Ibl. f. Bact., II Abt., тетр. 10. — 31. Филиппов Г. 1926. О действии рентгеновых лучей на дрожжевой грибок (расщепление рас). Вестн. рентгенол. и радиол., 4, стр. 236. — 32. Филиппов Г. 1932. Расообразование у *Torulopsis gentinis* после освещения рентгеновыми лучами. Вестн. рентгенол. и радиол., 10, стр. 512. — 33. Красильников Н. 1933. Образование рас у *Sporobolomyces Philippovi*. Изв. Акад. Наук СССР, ОМЕН, 10, стр. 1409. — 34. Имшенецкий А. 1932. О влиянии гормонов на дрожжи, плесневые грибки и бактерии. Изв. Акад. Наук СССР, ОМЕН. — 35. Литвинов М. 1936. Расообразование у пивных дрожжей *Saccharomyces cerevisiae*. Сб. Акад. Наук, посвященный X съезду ВЛКСМ. — 36. Селибер Г. и Вовник Г. 1927. Влияние условий культивирования дрожжей на их бродильную способность. Изв. Научн. инст. им. Лесгафта, т. 12, тетр. 2, стр. 63. — 37. Ойнин Н. Стимулирующее и угнетающее действие лучистой энергии на клетку. Дермат. и венерология, 2, стр. 203. — 38. Fulmer E., Nelson V. a. Sherwood. 1921. The effect of the composition of the medium on the growth of yeast. Journ. Amer. Chem. Soc., 43, p. 111. — 39. Виноградский С. 1884. Влияние внешних условий на развитие *Mycoderma vini*. Тр. СПб. общ. естествоисп., т. 14, тетр. 2, стр. 135. — 40. Woodrow I., Bailey A. u. Fulmer E. 1927. The effect of ultraviolet radiation upon yeast culture media. Plant. Physiolog., 2, p. 171. — 41. Zikes H. 1920. Über den Einfluss der Temperatur auf verschiedene Funktionen der Hefe. Centralbl., II Abt., 50, S. 385.

О ПЕРСПЕКТИВАХ РАЗВИТИЯ УЧЕНИЯ Ч. ДАРВИНА В СССР НА БАЗЕ СОЦИАЛИСТИЧЕСКИХ ФОРМ СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА

П. А. Черномаз

(Тимирязевская сельскохозяйственная академия)

Со времени опубликования основного труда Ч. Дарвина «Происхождение видов», в котором изложены основы его учения, прошло 80 лет.

Эпоха возникновения учения Дарвина была эпохой бурного развития капитализма в Англии. Это был век технических изобретений и их применения в промышленности. Эпоха бурного развития капитализма характеризуется рядом великих открытий и учений, революционизирующих науку. В области биологии решающее значение для дальнейшего развития имели три открытия.

Такими открытиями, как указывает Энгельс, являлись:

1) появление клеточной теории Шлейдена и Шванна,

2) получение химиком Велером органического вещества из неорганических веществ, и

3) появление теории искусственного и естественного отбора Ч. Дарвина.

Идею естественного отбора подсказал Ч. Дарвину искусственный отбор, имевший к тому времени широкое распространение в животноводстве и растениеводстве.

Широкое применение искусственного отбора в животноводстве и растениеводстве явилось результатом быстрого промышленного развития страны. В связи с быстрым развитием промышленности колоссально возрос спрос на продукты сельского хозяйства, в частности на продукты животноводства. В течение сравнительно короткого времени (конец XVIII и начало XIX столетий) в Англии наблюдалось быстрое развитие скотозаводского искусства. Появилось огромное количество новых пород всех видов домашних животных, улучшились содержание и кормление скота. Вместе с быстрым улучшением животноводства произошли прогрессивные сдвиги в полеводстве. Сильно расширилась культура трав и корнеплодов, и появились новые сорта полевых культур. В связи с необходимостью дальнейшего улучшения пород домашних животных и сортов культурных растений Англия стала классической страной отбора в животноводстве и растениеводстве.

Дарвин собрал огромный материал по изменению домашних животных и растений, который накопился к тому времени в Англии. В введении к своему труду «Происхождение видов» Ч. Дарвин пишет: «В начале моих исследований мне представлялось вероятным, что тщательное изучение домашних животных и возделываемых растений доставило бы лучшее средство для того, чтобы разобраться в этом темном вопросе. И я не ошибся; как в этом, так и во всех других запутанных случаях я всегда находил, что наши сведения об изменениях домашних пород, несмотря на их неполноту, всегда служат лучшим и самым верным ключом. Могу по этому поводу высказать свое убеждение в особенной ценности подобных изучений, несмотря на то пренебрежение, в котором они обыкновенно находились у натуралистов» (Ч. Дарвин. Происхождение видов путем естественного отбора, ГИЗ, 1926, книга вторая стр. 67 и 68). В своей автобиографии Дарвин пишет: «Я очень скоро убедился, что истинный ключ ствола, на котором зиждется весь успех человека в производстве полезных пород — животных

и растений, кроется в отборе» (Ч. Дарвин. Полн. собр. соч., т. I, кн. 1. 1925, стр. 30.

Учение Ч. Дарвина, сущностью которого является искусственный и естественный отбор, возникло на почве производственных достижений в области животноводства и растениеводства. Появление учения Ч. Дарвина способствовало дальнейшему развитию этих отраслей народного хозяйства. Этим объясняется быстрое признание учения Ч. Дарвина в начале его появления многими учеными. Учение Ч. Дарвина — это плод молодого, в то время прогрессивного, капиталистического общества.

В дальнейшем капитализм вступает в новую фазу развития — империализм. Одной из характерных черт империализма является монополия. В. И. Ленин, характеризуя империализм, говорит: «Как мы видели, самая глубокая экономическая основа империализма есть монополия» (В. И. Ленин. Соч., изд. III, т. XIX, 1931, стр. 151). Далее он продолжает: «как и всякая монополия, она порождает неизбежно стремление к застою и загниванию. Поскольку устанавливаются, хотя бы на время, монопольные цены, постольку исчезают до известной степени побудительные причины к техническому, а следовательно и ко всякому другому прогрессу, движению вперед; постольку является, далее, экономическая возможность искусственно задерживать технический прогресс» (В. И. Ленин. Соч., изд. III, т. XIX, 1931, стр. 151).

При империализме происходит застой в развитии всех отраслей хозяйства (чем нисколько не устраняется быстрое развитие капитализма в отдельных странах в отдельные периоды). Временные подъемы промышленного производства сменяются резкими кризисами, расшатывающими основы капиталистического производства. В целях борьбы с перепроизводством товаров в промышленности и сельском хозяйстве принимаются мероприятия, ограничивающие производство.

Революционные теории в науке, служившие ранее развитию капитализма, в период империализма отрицаются, появляются новые теории, реакционные по своему содержанию. Эти реакционные теории появляются во всех областях общественной жизни и науки. В области политической экономии и философии реакция находит свое выражение в усилении оппортунистических теорий, в извращении учения Маркса различными «последователями», в реакционных философских теориях, враждебных марксизму. При этом усиливается фальсификация марксизма. Вот как Ленин характеризует этот период в отношении появления теорий, окрашенных под марксизм: «Все более тонкая фальсификация марксизма, все более тонкие подделки антиматериалистических учений под марксизм, — вот чем характеризуется современный ревизионизм и в политической экономии, и в вопросах тактики, и в философии вообще, как в гносеологии, так и в социологии» (В. И. Ленин. Соч., изд. III, т. XIII, 1931, стр. 270).

Аналогичное же явление происходит в области борьбы с дарвинизмом. Революционизирующее действие дарвинизма толкает господствующий класс буржуазного общества на борьбу с ним. Отсюда — возникновение псевдонаучных антидарвинистских концепций, отсюда открытые нападки на учение Ч. Дарвина, отсюда и фальсификация его, выхолащивающая его сущность.

Ряд буржуазных ученых пришел по существу к отрицанию эволюционной теории Ч. Дарвина.

Итак, поход на учение Ч. Дарвина является результатом социальных причин. Реакцию породила эпоха империализма, эпоха загнивания буржуазного общества.

Буржуазные ученые, выступая против дарвинизма, отражают идеологию своего класса.

В нашей стране учение Ч. Дарвина должно быть положено в основу всех теоретических и практических работ в области биологии и сельского хозяйства. В стране победившего социализма, в стране самого крупного в мире земледелия применение теории Ч. Дарвина даст неизмеримо больший эффект, чем в странах капитализма, даже в период бурного развития капитализма.

При применении теории Ч. Дарвина в основе такого преимущества в социалистическом хозяйстве перед капиталистическим лежат социальные и технические условия нашего хозяйства, благоприятствующие быстрой результативности отбора домашних животных и культурных растений. Посмотрим, какие же это условия.

Ч. Дарвин, разбирая вопрос об условиях, благоприятствующих отбору человеком, указывает, что такими условиями являются:

1) большое число разводимых особей,

2) условия, благоприятствующие размножению вида,

3) упорная настойчивость и бдительное внимание со стороны человека за происходящими изменениями в разводимых животных или растениях.

Разберем каждое из этих условий более подробно.

Большая численность разводимых особей является важнейшим условием успешного отбора человеком.

Для выведения новых пород домашних животных или сортов культурных растений, так же как и для эволюции всего органического мира, необходимо сочетание трех факторов: изменчивости, наследственности и отбора. Изменчивость доставляет материал для образования новых особенностей в строении организма, наследственность закрепляет эти особенности, а отбор устраняет все организмы, не соответствующие условиям их существования (естественный отбор) или не соответствующие требованиям человека (искусственный отбор). Так как изменения в строении организмов, в желательном для нас направлении, могут возникать только случайно, то вполне понятно, что вероятность будет возрастать с увеличением количества содержимых индивидуумов. Говоря об этом условии, благоприятствующем отбору, Ч. Дарвин замечает: «Необходимость большого числа растений видна из того факта, что садовники всегда побивают любителей на выставках новых разновидностей» (Ч. Дарвин. Полн. собр. соч., т. III, кн. 2, 1928, стр. 197). Далее он продолжает: «На землях господ Картер, где такие цветы, как Lobelia Nemophila, Mignovette и т. д., разводятся целыми десятинами для семян, редко проходит без появления каких-нибудь новых пород или без улучшения старых. . . То же можно сказать, — продолжает Ч. Дарвин, — относительно животных: Маршаль, говоря об овцах в одной части Йоркшира, замечает: „так как они принадлежат по большей части бедным людям и держатся небольшими стадами, то никогда не могут усовершенствоваться“. Когда у лорда Риверса спросили, каким образом ему всегда удается иметь первостатейных борзых, он отвечал: „Я развожу много и многих вешаю“. В этом, как замечает кто-то, состояла вся тайна его успеха; и то же оказывается при выставке кур; успешные экспонаты разводят в больших размерах и удерживают только лучших особей» (Ч. Дарвин. Полн. собр. соч., т. III, кн. 2, 1928, стр. 198).

Отсюда видно, какое огромное значение в деле выведения новой породы придавал Ч. Дарвин численности разводимых особей.

Все селекционеры-дарвинисты в своей практической работе, при выведении породы или сорта путем отбора, руководствовались именно этим принципом Дарвина. Так, напр., великий преобразователь природы Лютер Бербанк, описывая методы своих работ, указал, что он подвергал осмотру большое количество растений. Из тысяч и даже десятков тысяч растений Л. Бербанк часто выбирал только одно, остальные подвергались уничтожению. Для характеристики масштабов применения этого метода Л. Бербанк приводит слова Гуго Де-Фриза. Он говорит: «Гуго Де-Фриз заинтересовался этим моим решительным методом и в одной книге, в которой он излагает теорию мутаций, пишет об этом следующее: „Наглядного примера применяемых Лютером Бербанком методов достаточно, чтобы дать понятие о той работе, которая требуется, чтобы вырастить новую расу более высокого качества. Сорок тысяч гибридов ежевики и малины были выращены и оставлены до созревания плодов. Из всей массы была отобрана единственная разновидность, признанная лучшей. Она известна теперь под именем «Парадокс». Все остальные вместе с их зреющими плодами были вырваны и свалены в кучу шириной в двенадцать футов, вышиной в четыр-

надцать и длиной в двадцать два фута и сожжены. От этого дорогого и утомительного эксперимента осталось лишь одно растение в виде новой разновидности» (Л. Бербанк. Жатва жизни. 1930, стр. 78, 79).

В другом месте в той же работе, Л. Бербанк указывает: «Бывало, что одновременно я ставил десять тысяч различных опытов. . . В моих садах было восемь тысяч различных сортов роз, пионов, гладиолей. Каждый из этих сортов я получил путем использования естественных процессов или применения к ним и выращивал так много сортов потому, что я хотел получить определенное качество или какой-нибудь характерный сорт (Л. Бербанк. Жатва жизни. 1930, стр. 74, 75).

Как видим из вышеприведенного, одним из важнейших условий успешной деятельности Л. Бербанка являлось большое количество растений, подвергавшихся осмотру при отборе.

Такой же метод — метод тщательного отбора из большого числа индивидуумов, применяли все лучшие зоотехники, добившиеся определенных успехов в выведении пород.

Таким образом указания Ч. Дарвина и практика выдающихся селекционеров-дарвинистов доказывают огромное значение большого числа индивидуумов в деле успешного выведения новых форм растений или животных.

Наше крупное социалистическое хозяйство с огромными площадями полевых культур или с большим поголовьем животных имеет несравненные преимущества перед хозяйствами в капиталистических странах, где преобладающей формой являются мелкие и средние хозяйства.

В крупных стадах молочного скота наших совхозов и молочно-товарных ферм, с поголовьем 500—600 и более голов, при надлежаще поставленной племенной работе, гораздо скорее можно достигнуть благоприятных результатов в выведении новых пород путем отбора, чем в любом капиталистическом хозяйстве со стадом в 50—60 голов. В пределах же целой системы (Наркомат совхозов или Управления Наркомата), охватывающей десятки и даже сотни совхозов одного направления, перспективы для племенной работы не ограничены.

Такие же огромные возможности имеет и селекционер-растениевод. Выбор форм для отбора в нашем социалистическом хозяйстве не ограничивается узкими рамками собственнического мелкого хозяйства. К его услугам неисчислимое количество растений, черенков и сеянцев, находящихся в пределах крупного социалистического хозяйства в районах и даже в пределах всего Советского Союза. Нужно только уметь подмечать наметившуюся форму и во-время отобрать ее. Не то в капиталистических странах. Здесь каждый селекционер замкнут в пределах своего хозяйства. Даже при совершенном знании селекции его возможности ограничены.

Вторым моментом, обеспечивающим успех результативности искусственного отбора, являются условия, благоприятствующие размножению вида. «Неблагоприятные условия существования, — говорит Ч. Дарвин, — преодолевают иногда влияние отбора» (Ч. Дарвин. Полн. собр. соч., т. III, кн. 2, 1928, стр. 197). Из условий, благоприятствующих размножению домашних животных и возделываемых растений, наибольшее значение оказывают пищи и тщательность ухода.

На значение пищи в изменчивости организмов Ч. Дарвин указывает неоднократно.

Так, напр., в труде «Изменение животных и растений в домашнем состоянии» читаем: «Из всех причин, вызывающих изменчивость, вероятно, сильнее всего влияет избыток пищи, как иного состава, так и прежнего» (Ч. Дарвин. Собр. соч., т. VIII, 1909, стр. 491). В другом месте, в той же работе, Ч. Дарвин говорит: «Мы имеем причины предполагать, что постоянный избыток чрезвычайно питательного корма или избыток питания сравнительно с изнашиванием организации от движения бывает могучей причиной, вызывающей изменчивость» (Ч. Дарвин. Собр. соч., т. VIII, 1909, ст.606).

Великий селекционер-дарвинист И. В. Мичурин также указывает на огромное значение пищи в выведении новых сортов.

Так, в одной из своих работ И. В. Мичурин писал: «В погоне за получением более выносливых сортов я, как видно, пересолил, изничив такое спартанское воспитание, и тем ухудшил качество плодов новых сортов, которые при других условиях, вероятно, были бы лучше, причем и выносливость вряд ли бы пострадала, в виду преобладающего, как оказалось, влияния терна. В общем, при последующих моих работах, вполне выяснилась необходимость воспитания сеянцев на возможно тучной почве, в особенности там, где требуется в угоду человеческому вкусу воспитать растение с чрезмерно развитым «органолептиком» (И. В. Мичурин. Мои опыты с выведением новых сортов слив в суровых местностях (журн. «Прогрессивное садоводство и огородничество», 1935, № 4).

Немаловажное значение в искусственном отборе придается Ч. Дарвином также вопросу о тщательном уходе за животными или растениями. Говоря об этом факторе, Ч. Дарвин приводит пример с разведением ослов. «Осел в Англии, — говорит Ч. Дарвин, — сильно изменяется по росту и цвету; но эти животные малоценны и содержатся преимущественно бедными людьми, а следовательно, подбор невозможен, и различные породы не могли образоваться. Мы не должны приписывать низкое достоинство наших ослов климату, потому что в Индии он еще мельче, чем в Европе. Но как только осел и дается подбору — все изменяется. В Кордове, где, как извещает меня м-р Уебб (февраль 1860), ослов тщательно разводят и платят иногда до 200 ф. стерл. за жеребца-осла, эти животные чрезвычайно улучшились. В Кентуки были вывезены ослы (для разведения мулов) из Испании, Мальты и Франции. Они редко достигали высоты 14 пядей, но жители Кентуки, посредством заботливого ухода довели их до роста в 15 и даже 16 пядей» (Ч. Дарвин. Полн. собр. соч., т. III, кн. 2, 1928, стр. 199). В другом месте Ч. Дарвин указывает, что все высокоразвитые породы, если их оставить без ухода, скоро вырождаются (Ч. Дарвин. Полн. собр. соч., т. III, кн. 2, 1928, стр. 201). Далее Ч. Дарвин приводит слова м-ра Бэкера, который говорит в своей статье о лошадях: «Из предыдущих страниц каждый должен видеть, что во всех случаях порода ухудшилась пропорционально нерадению» (Ч. Дарвин. Полн. собр. соч., т. III, кн. 2, 1928, стр. 201).

Таким образом обильная пища и тщательность ухода являются важнейшими условиями выведения новых домашних животных и культурных растений.

При каком социальном строе эти условия могут быть лучше осуществлены?

Практика стахановского движения в СССР показала, что в условиях социалистического хозяйства энтузиазм рабочих и колхозников вызывает такой производственный подъем, о котором в условиях капитализма не может быть и речи. Стахановцы социалистических полей добились мировых рекордов по урожаю хлопчатника, пшеницы, кукурузы, ячменя и ряду других культур. Эти мировые рекорды урожаев завоеваны преимущественно путем снабжения растений достаточным количеством пищи, воды и тщательностью ухода.

Уход за растениями в стахановской агротехнике доведен до учета индивидуальных потребностей растения. Стахановцы хлопковых и свекловичных полей, на основе тщательного изучения состояния растений на своих полях, применяли индивидуализированную подкормку и уход за каждым растением.

Обильное снабжение пищей и тщательность ухода вызывают сильную изменчивость растений. Нам приходилось указывать в печати на увеличение изменчивости культурных растений под влиянием высокой агротехники (см. журн. «Селекция и семеноводство» 1938, № 4). Ряд авторов (Ю. В. Вендих, П. Ф. Секун, М. С. Савицкий) также констатирует резкое увеличение изменчивости в связи с повышением уровня агротехники. Это создает чрезвычайно благоприятные условия для отбора.

Следующим условием, благоприятствующим отбору, являются упорная настойчивость и бдительное внимание со стороны человека за происходящими изменениями в организмах. Это условие тесно связано с предыдущим. Мы уже указывали на индивидуализированный уход за растениями, основанный на внимательном изучении стахановцами состояния каждого растения. Одной из черт

стахановской агротехники как раз являются упорная настойчивость и бдительное наблюдение за развитием растений. Ни одна черта в изменении растений не ускользает от пытливого взгляда стахановцев.

Тов. Андреев, выступая на XVII съезде ВКП(б), так характеризовал стахановцев социалистических полей: «Это — люди, которые изучили и изучают природу растений на практике, на своем труде, овладевшие агротехнической наукой и двигающие эту науку вперед, создавая совершенно новые нормы и новые положения для сельского хозяйства. Эти люди достигли таких высоких результатов своего труда потому, что любят свое дело. Появились эти люди на основе победы и укрепления колхозов, на основе вооружения нашего сельского хозяйства первоклассными машинами, на основе громадной работы партии и постоянной заботы о сельском хозяйстве товарища Сталина».

Капиталистическое государство по своей социальной природе лишено возможности иметь кадры таких мастеров земледелия, как наши стахановцы. Стахановцы социалистических полей и стахановцы науки обеспечат третье условие, благоприятствующее успешности искусственного отбора, — упорную настойчивость и бдительное внимание к происходящим изменениям в организмах.

Таким образом учение Ч. Дарвина, существенной частью которого является теория искусственного и естественного отбора, в условиях социалистического хозяйства находит беспредельные перспективы для своего применения. Замечательные работы И. В. Мичурина, Т. Д. Лысенко, Н. В. Цицина, А. И. Державина и др. являются великолепной иллюстрацией неограниченных перспектив дальнейшего развития учения Дарвина в условиях социалистических форм сельского хозяйства.

Необходимо только, чтобы все работники, имеющие отношение к теоретическим или практическим вопросам биологии или сельского хозяйства, в совершенстве овладели дарвинизмом. К сожалению, в этом отношении дело обстоит далеко не благополучно. Не только рядовые практические работники сельского хозяйства, но даже агрономы и многие научные сотрудники недостаточно овладели учением Ч. Дарвина.

Часто среди научных сотрудников и агрономов имеется неверное представление об учении Ч. Дарвина. Это обстоятельство обусловливается обширным распространением фальсификаций и извращений этого учения. Редко какое учение подвергалось и подвергается таким фальсификации и извращениям, как учение Ч. Дарвина.

Надо решительно повести борьбу с фальсификацией и извращением учения Дарвина.

Изучать теорию Ч. Дарвина надо, конечно, по трудам самого Ч. Дарвина. Большинство научных сотрудников и агрономов знакомо с учением Ч. Дарвина по его труду «Происхождение видов путем естественного отбора». Отдавая должное этой изумительной по своей глубине и всеобъемлющему содержанию работе, мы тем не менее не должны забывать другой его книги, тесно связанной с указанным выше трудом. Речь идет о книге: «Изменение животных и растений в домашнем состоянии». В этом труде Ч. Дарвин прекрасно подытожил результаты искусственного отбора в области животноводства и растениеводства. Огромное количество материала, собранного в этой работе, убеждает нас в том, что теория естественного отбора не является предвзятой или плохо обоснованной, а вытекает из практического опыта человека. Вот какую оценку дает К. А. Тимирязев этой работе Ч. Дарвина:

«До настоящего времени это самый полный и продуманный свод сведений по вопросам изменчивости и наследственности — этих двух основ естественного отбора. Можно сказать, что тот шум, который вызывался некоторыми позднейшими частичными теориями наследственности (мутации, менделизм), главным образом вызывался малым знакомством молодого поколения натуралистов с этой книгой, своим богатым содержанием изумлявшей даже противников Дарвина» (К. А. Тимирязев. Дарвинизм и селекция, 1937, стр. 12).

Без большой ошибки можно сказать, что «Происхождение видов путем естественного отбора» и «Изменение животных и растений в домашнем состоянии» — эти две работы Дарвина — заключают в себе основы дарвинизма.

Особо надо сказать о необходимости усвоения теории Ч. Дарвина стахановцами сельского хозяйства.

Если в области агротехники стахановцы являются более подготовленными, то дарвинизмом они еще недостаточно овладели. Между тем усвоение ими дарвинизма значительно увеличило бы их успехи в производстве как в области повышения урожайности, так и в области выведения новых форм домашних животных и культурных растений на базе высокой стахановской техники социалистического сельского хозяйства.

В этом заключается основная задача дальнейшего применения учения Ч. Дарвина в нашей стране.

О ВЛИЯНИИ ПОДВОЯ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ ПЛОДОВОГО ДЕРЕВА

Г. А. Шпонько и Г. В. Озеров

(Белорусская плодо-овощная опытная станция)

I. Введение

Государственный план 3-й пятилетки предусматривает значительное расширение общей площади под плодовыми садами в совхозах, колхозах и на приусадебных участках рабочих и колхозников. В связи с этим перед соответствующими научно-исследовательскими учреждениями стоит сейчас исключительно важная задача — обеспечить выполнение плана закладки новых насаждений лучшим посадочным материалом.

Ясно, что новые сады должны получить такие саженцы, которые имели бы все необходимые хозяйственно-ценные показатели для данного района. Поэтому плодовый питомник, выпуская саженцы того или иного сорта в производство, должен знать силу роста растений, прочность срастания подвоя и привоя, долговечность дерева, силу и качество урожая, устойчивость к морозам, засухам, вредителям и болезням. Успешное разрешение этой задачи в большей степени зависит от правильного выбора подвоя и привоя, а также и условий воспитания молодого растения.

Вопрос о взаимовлиянии подвоя и привоя не является в настоящее время сугубо дискуссионным. Почти все исследователи признают сейчас влияние подвоя на привой и привоя на подвой. Правда, одни исследователи придают большее значение подвою как фундаменту плодового дерева, не умаляя при этом значения привоя, тогда как другие исследователи приписывают решающее значение привою, умаляя значение подвоя. Для ясности этого вопроса приводим данные И. В. Мичурина о влиянии подвоя на привой у вишни сорта Краса Севера. «Влияние подвоя особенно сильно проявилось у меня с новым сортом Краса Севера, плоды которой на маточном семенном дереве были чисто-белого цвета, а при размножении прививкой на сеянцы простой красной вишни у привитых деревьев плоды получились розовой окраски». Касаясь вопроса о влиянии менторов И. В. Мичурин говорит следующее: «Прежде всего рассмотрим сомнения некоторых садоводов о возможности действия так называемых менторов. Такие, в сущности, наивные сомнения являются прямым следствием недостаточности практического знания у многих теоретиков. Во-первых, они забывают давно признанное всеми влияние подвоя на привой, а во-вторых, что самое главное в данном случае, они до сих пор не знают, что свойство поддаваться изменению в своем строении у молодых гибридных растений в их ранней стадии развития от влияния всевозможных факторов внешней среды настолько отличается в своей силе от твердой устойчивости формы строения старых, давно существующих видов и разновидностей растений, что судить об изменении первых по примеру последних нет никакой возможности. Смешно на самом деле было бы, если бы мы взялись сравнивать степень реагирования организма ребенка на влияние среды с таковым же организма возмужалого или старого человека. Былинка гнется от самого слабого ветра, а на взрослом дереве его действие не оставляет ника-

кого следа. И если мы при размножении старых сортов плодовых растений все-таки вынуждены признать непосредственное влияние подвоя на структуру привитого на него сорта, что в настоящее время доказано тысячами примеров, то уже по здравой логике рассудка, даже без всякого проверочного опыта, такое влияние в удесятеренной силе надо признать на молодые, только что еще слагающие строение формы организма сеянца гибрида». Придавая исключительно важное значение подвою, И. В. Мичурин не снижал и значения привоя, что видно из следующих его слов: «Влияние как привоя на подвой, так и обратно подвоя на привой теперь совершенно уяснено, и сомневаться в существовании таких влияний может только полнейший профан в деле. Можно было бы привести и еще целый ряд не менее интересных примеров из работ И. В. Мичурина по этому вопросу, но и из приведенного видно, какое огромное значение имеет подвой как фундамент плодового дерева, от которого в значительной степени зависит получение всех необходимых хозяйственно-ценных признаков у того или иного сорта для данного района. Но, несмотря на это, питомники нашей страны не уделяют еще должного внимания этому важнейшему вопросу. Изучение подвоев и подбор их для отдельных плодовых пород в условиях того или иного района только что начинаются. А без положительного разрешения этого вопроса трудно себе представить качество плодового дерева вообще вне определенного района. Какое взаимовлияние оказывают подвой и привой на рост и развитие плодового дерева? Этот вопрос остается еще недостаточно изученным. Из работ И. В. Мичурина и Т. Д. Лысенко известно, что влияние подвоя на изменение привоя обусловливается степенью его приспособленности к местным естественным условиям, способностью корневой системы поглощать из почвы все необходимые плодовому дереву минеральные элементы в их количественном и качественном соотношениях, а также степенью сродства подвоя с привоем и возможностью свободного передвижения питательных веществ через место прививки. Практика показала, что применение питомниками привозного подвойно-семенного материала из районов с резко отличными почвенно-климатическими условиями снижает устойчивость и долговечность плодовых растений. Это имело место, напр., при использовании малозимостойких подвоев из более южных районов плодоводства, а также при применении в условиях засушливой зоны подвойно-семенного материала из районов с высокой влажностью. Таким образом, чтобы получить наиболее устойчивые подвои для того или иного района, нужно искать его в первую очередь среди дикорастущих и культурных насаждений данного района, как наиболее приспособленных к местным почвенно-климатическим условиям. Проф. Шитт также советует брать те именно подвои, которые зарекомендовали себя в данном районе как более устойчивые к болезням и вредителям, долговечные и выносливые к тем или иным недостаткам почвенно-климатических условий. Такими подвоями он считает те одиночные старые экземпляры плодовых деревьев, разбросанные в каждом районе плодоводства в старых садах, которые, по его словам, приводят садоводов в удивление своею долговечностью и силой роста. Лучшие из них, по его мнению, должны послужить исходным материалом для дальнейшей работы. Правильность мысли проф. Шитта подтверждается результатами его наблюдений над ростом и развитием однолеток некоторых сортов яблонь, окулированных на сеянцах культурных сортов и на сибирской яблоне в б. Царицынском питомнике. Эти наблюдения показали, что одни сорта очень плохо срастаются с сибирской яблоней (ландсбергский ренет, пепировка, данцигское, ребристое, пармен шарлаховый и др.), легко отламываются под действием ветров, растут неравномерно, у некоторых из них наблюдались желтизна и преждевременное привядание листьев. Другие же сорта, на том же подвое, росли очень сильно и быстро срастались (кронсельское прозрачное, пепинка литовская и др.). Деревца пепинки литовской, выросшие на сибирской яблоне и на сеянцах обыкновенной яблони, имели большое различие не только в силе роста, но и в цвете и характере развития листьев. На обыкновенном подвое растения росли слабо и отличались белесоватостью листьев, тогда как на сибирской яблоне той же пепинки ли-

товской они оказались весьма сильного роста; листовые пластинки достигали значительных размеров, имели более интенсивную окраску и лишены были типичной вогнутости.

Иное толкование взаимовлияния подвоя и привоя мы видим у сторонников так называемой «гормональной теории развития растений». Так, напр., Б. С. Мошков, говоря о фотопериодической реакции листьев и возможности использования ее при прививках, пишет следующее: «Из известных нам работ Мичурина, рисующих взаимосвязь привитых компонентов, наиболее интересно положение его о возможности искусственного ускорения первого плодоношения». Цитируя слова Мичурина об ускорении наступления первого плодоношения у сеянцев плодовых культур путем окулировки глазками с других деревьев, Б. С. Мошков говорит: «В этом примере основная роль в ускоряющем цветении подвоя частями привоя, с нашей точки зрения, принадлежит листьям, развивающимся на привитых частях старого дерева. В них образуются специфические вещества, вероятно типа гормонов, которые с оттоком попадают в почки подвоя, заставляя его образовывать репродуктивные органы». И далее он говорит следующее: «Для дальнейших теоретических построений и, что́ еще важнее, для практики необходимо выяснение вопроса о специфичности веществ, нас интересующих. Из литературы о гормонах известно, что они не специфичны даже для различных семейств. Если бы это удалось установить и для веществ, обусловливающих морозоустойчивость лимона и мандарина, т. е. что она определяется одним и тем же веществом, синтезируемым листьями, то метод повышения зимостойкости лимона, пригодный для практики, был бы найден. Если эти пластические вещества не специфичны для каждого из этих видов и у лимона в данных условиях отсутствуют только в силу неподходящих для нормальной работы листьев фотопериодов, вопрос о повышении холодоустойчивости лимона может быть решен следующим образом: у молодых растений лимона, путем прививки, их собственные вершины заменяются вершинами мандарина, листья последнего, в условиях Сухуми, находят достаточные фотопериодические условия для образования веществ, обусловливающих их морозоустойчивость. Они будут их вырабатывать и привитыми на лимоне. Вместе с оттоком из мандаринной зоны привоя они поступят в нижележащую зону лимона и тем самым должны повысить его холодоустойчивость. Конечно, все только что сказанное о повышении морозостойкости лимона, путем прививок подобного рода, относится и к другим растениям». Из слов Б. С. Мошкова видно, что подвой не играет у него существенного значения в жизни растения. Вещества типа гормонов, вырабатываемые листьями привоя на определенных фотопериодах, являются, по его словам, решающими в ускорении цветения и повышении морозоустойчивости плодовых культур. Спрашивается, что же это за вещества типа гормонов, когда и кем они были выделены, что́ нового и ценного в этих работах для теории и практики социалистического земледелия и против кого подобные работы направлены? Ответов на эти вопросы мы не находим ни в работах Мошкова, ни в работах Чайлахяна, назвавшего вещество цветения гормоном «флориген». Следует отметить, что названные вещества еще не открыты и не изучены, хотя опыты проводятся на протяжении нескольких десятилетий. Еще в конце прошлого столетия немецкий физиолог Юлий Сакс пытался выяснить причину образования цветочных почек. Он впервые выдвинул гипотезу о веществах, вызывающих цветение (blutenbildende Stoffe). Согласно этой гипотезе, образование цветков происходит лишь в том случае, когда в растении присутствуют особые вещества неизвестной химической природы. Такая гипотеза еще в то время не могла удовлетворить исследователей, так как естествознание прогрессировало, а природа этих веществ была неизвестна.

Несколько позже Мюллер-Тургау указывал на важность накопления органических веществ для процессов заложения цветков. Лёв полагал, что цветообразующим веществом может служить сахар, если концентрация его в клеточном соку достигает определенной величины. Клебс считал, что важная роль в этом вопросе принадлежит не только синтезу углеводов, но и неорганическим

веществам, особенно азоту. Огромное значение он придавал количественному соотношению между неорганическими веществами и углеводами, находящимися в распоряжении растения. Клебс допускал, что при преобладании в растении углеводов цветение наступает, а при избытке минеральных элементов, главным образом азота, растения остаются бесплодными.

Несколько позже Краус и Крейбилл, изучая этот вопрос, пришли к такому же выводу, что и Клебс. Изучая поступление азота в растение томата путем внесения соответствующих количеств азотистого удобрения и регулируя приток углеводов изменением интенсивности ассимиляции в различных условиях освещения, им удалось установить тесную связь между ростом и развитием растений.

Можно думать, что на основании этой теории в садоводстве начали применять такие практические приемы, как обрезка, формировка плодов, перетяжка, кольцевание, прививка на карликовых подвоях и другие приемы, которые прямо или косвенно нарушают соотношение между азотом и пластическими веществами в пользу последних. Перечисленные приемы хорошо известны садоводам и поэтому на них мы останавливаться не будем.

Что же касается теории Сакса о неизвестных цветообразующих веществах, то она была отвергнута биологами еще в конце прошлого столетия как чуждая дарвинизму. Но вот спустя около 40 лет теория Сакса снова возрождается и усиленно разрабатывается, особенно Мошковым и Чайлахяном. Спрашивается, если эта теория оказалась бесплодной для буржуазной науки конца XIX столетия, то что же она может дать передовой советской науке и практике нашего времени? Понятно, что такая теория направлена в первую очередь против работ К. А. Тимирязева, И. В. Мичурина и Т. Д. Лысенко, т. е. против наиболее действенной части дарвинизма. В самом деле, если рост и развитие растений обусловлены соответствующими гормонами, то зачем же изучать тогда такие вопросы, как, напр., взаимовлияние подвоя и привоя, условия для прохождения растением той или иной стадии развития и др.? Ясно, конечно, что подобные теории хотя и не могут опорочить работ, проверенных в практике социалистического земледелия, тем не менее они отвлекают научную мысль от скорейшего разрешения важнейших народнохозяйственных вопросов. Вот почему подобные теории являются тормозом для науки и практики социалистического земледелия. Вот почему каждый работник социалистического земледелия должен изучать дарвинизм, особенно работы дарвинистов нашей эпохи, а именно К. А. Тимирязева, И. В. Мичурина и Т. Д. Лысенко. Только правильное понимание дарвинизма ускорит разрешение важнейших задач, стоящих сейчас перед социалистическим земледелием.

II. Метод работы и результаты опытов

Плодовые деревья размножаются, главным образом, путем окулировки на соответствующих подвоях. Растение, на котором прививается почка однолетнего побега культурного сорта, является основой плодового дерева. Нормальное развитие двух взаимно зависящих организмов плодового растения — подвоя и привоя — возможно лишь при условии сходства свойств одного и другого. Сильное отклонение в ту или иную сторону от этого, несомненно, скажется на развитии растения. Так, напр., культурный миндаль, привитый на сливе, погибает от недостатка питательных веществ, так как подвой сливы не в состоянии обеспечить ими привой миндаля. Такой же результат получается и при прививке сливы на миндале, так как слива не в состоянии воспринять избыток питательных веществ, доставленных миндалем. Карликовый подвой, ослабляя рост и понижая долговечность, сокращает период вступления растений в пору плодоношения. Словом, подвой оказывает сильное влияние на рост растений, устойчивость их против неблагоприятных условий внешней среды и т. д. В условиях БССР нам неизвестны опыты по изучению взаимовлияния подвоя и привоя. Местный фонд

дикорастущих и культурных подвоев здесь также почти не изучался. И неслучайно поэтому, что здесь отсутствует подробное агротехническое руководство по размножению плодово-ягодных культур. Яблони и груши, выросшие в садах Белоруссии за последние десятилетия, в значительной части воспитаны или на заграничных подвоях или на подвоях, выведенных из смеси семян. Вот почему положительное разрешение вопроса о подвоях для молодых садов БССР имеет первостепенное значение. С целью изучения этого вопроса нами было проведено несколько опытов в Минском районе.

Фиг. 1. Общий вид колхозного сада НКВД, вступающего в пору плодоношения.

Первый опыт был поставлен на территории помологического сада Белорусской плодовой станции. В задачу опыта входило изучение следующих вопросов: 1) сила роста растений, 2) прочность срастания подвоя и привоя, 3) устойчивость растений к неблагоприятным условиям внешней среды, 4) время вступления растений в пору плодоношения и 5) качество плодов. Изучение этих вопросов проводилось в школе сеянцев, в питомнике и в молодом саду колхоза НКВД Минского района. В качестве подвоев были взяты следующие: антоновка, серинка, титовка, боровинка, пепин литовский и дикая лесная яблоня белорусская, а привоями служили антоновка, штрейфлинг, пепин литовский, уэлси и серинка. Схема опыта была следующая: 1) антоновка на дикой лесной яблоне, 2) антоновка на антоновке, 3) антоновка на серинке, 4) антоновка на пепине литовском, 5) штрейфлинг на дикой лесной, 6) штрейфлинг на антоновке, 7) штрейфлинг на титовке, 8) пепин литовский на дикой лесной, 9) пепин литовский на антоновке, 10) пепин литовский на пепине литовским, 11) пепин литовский на титовке, 12) уэлси на дикой лесной, 13) уэлси на серинке и 14) серинка на антоновке. Для изучения подвоя и привоя семена и черенки брались с маточных деревьев, произрастающих на экспериментальной базе Белорусской плодо-овощной опытной станции. Повторность опыта была 4-кратная по 25 растений в каждой повторности в питомнике и по 8 деревьев в колхозном саду. В результате этого опыта мы получили данные, приведенные в табл. 1.

Из табл. 1 видно, что привой антоновки, пепина литовского и уэлси имеют лучшие показатели — по проценту прижившихся окулировок, высоте растений, диаметру штамба, проценту выхода двулеток из питомника, высоте дерева и ширине кроны — на подвоях культурных сортов, чем на подвое дикой лесной яблони. Привой же штрейфлинга на подвое дикой лесной яблони мало чем отличается от подвоев культурных сортов почти по всем приведенным показателям. Антоновка лучше всего растет на серинке и на своем собственном подвое, пепин литовский — на антоновке и титовке, а уэлси — на серинке. Сеянцы культурных сортов в практике плодоводства Белоруссии используются в весьма ограниченном количестве, да и то только лишь в последнее время. Преобладающим подвоем для полуштамбовых форм являются здесь дикая лесная яблоня БССР

Таблица 1

Влияние подвоя и привоя на рост растений

Подвой	Привой	% прививших окулировок в питомниках II года 1932 г.	Питомники III года 1933 г.					Молодой колхозный сад в 1933 г.			
			высота растений (в см)	диам. штамба (в мм)	выход 2-леток по сортам (в %)		% выхода 2-леток из питомников	диаметр штамба (в мм)	годичный прирост 1-летних побегов (в см)	высота деревьев (в см)	диаметр кроны (в см)
					1 сорт	2 сорт					
Дикая лесная	Антоновка	65	154	14	60	4	57	55	41	261	208
	Пепин литовский	65	157	15	58	22	47	61	37	244	280
	Уэлси	61	137	13	48	38	48	54	42	282	296
	Штрейфлинг	82	152	18	75	9	60	61	41	285	281
Антоновка	Антоновка	85	176	19	49	20	81	61	39	292	227
	Пепин литовский	89	190	20	59	22	70	71	37	274	305
	Штрейфлинг	80	164	19	71	8	74	65	45	275	272
	Серинка	82	173	20	66	24	76	62	41	269	256
Пепин литовский	Пепин литовский	73	191	20	79	18	69	67	40	282	289
	Антоновка	76	166	16	60	13	76	58	41	289	235
Серинка	Уэлси	81	198	17	64	26	84	53	36	304	187
	Антоновка	95	181	17	40	35	90	58	37	292	244
Титовка	Пепин литовский	85	181	19,5	68	11	81	66	41	278	320
	Штрейфлинг	81	167	18	40	34	80	63	45	291	284
Боровинка	Антоновка	79	154	15	13	40	67	56	37	282	234

Таблица 2

Влияние подвоя и привоя на развитие и устойчивость яблони

Подвой	Привой	Количество деревьев на варианте в 1936 г.	Подмерзание однолетней древесины в 1935/36 г.				Количество образовавшихся завязей и плодов по годам на одно дерево		
			сильное	среднее	слабое	следы	1936	1937	1938
Дикая лесная	Антоновка	29	—	—	2	10	—	33	59
	Пепин литовский	31	—	—	3	15	18	152	360
	Уэлси	29	2	7	1	5	4	6	71
	Штрейфлинг	31	—	—	12	8	2	1	60
Антоновка	Антоновка	29	—	1	—	12	—	3	49
	Пепин литовский	31	—	—	3	12	2	179	252
	Штрейфлинг	31	—	—	13	9	2	—	59
	Серинка	30	—	1	26	2	—	—	37
Пепин литовский	Пепин литовский	32	—	—	1	8	6,5	83	405
	Антоновка	30	—	—	12	11	—	3	65
Серинка	Уэлси	31	—	—	10	15	14	1	88
	Антоновка	32	—	—	9	21	2,5	—	99
Титовка	Пепин литовский	32	—	—	2	19	1	85	313
	Штрейфлинг	32	—	—	2	18	5	—	54
Боровинка	Антоновка	31	—	—	10	12	2	2	58

и частично дикая лесная яблоня воронежская, между тем как сеянцы культурных сортов антоновки, титовки и серинки дают даже несколько лучшие результаты и поэтому могут быть неплохим подвоем для яблони.

Фиг. 2. Пепин литовский на подвое антоновки вступает в пору плодоношения

Табл. 2 показывает, какое влияние оказывает подвой на развитие растений и устойчивость их к неблагоприятным условиям внешней среды. Мы видим, что привой антоновки имел наименьшее число случаев подмерзания однолетней древесины на своем собственном подвое и на подвое дикой лесной яблони БССР, тогда как на подвоях серинки и боровинки сила подмерзания и количество подмерзших деревьев увеличились почти вдвое.

Привой пепина литовского больше всего страдал от мороза на подвое титовки, а на остальных подвоях наблюдались лишь следы подмерзания вершины однолетней древесины. Привой уэлси, как это ни странно, имел наибольшее повреждение от мороза древесины на подвое дикой лесной яблони БССР, которая является весьма устойчивым к морозам в условиях Белоруссии. Здесь мы имели два случая подмерзания: 1) когда сердцевина у однолетней древесины была повреждена полностью и 2) когда она была повреждена наполовину. На остальном же подвое привой уэлси имел подмерзание лишь на конце однолетней древесины. Деревья привоя сорта штрейфлинг были повреждены морозом почти на всех испытываемых подвоях, но сила повреждения сердцевины однолетней древесины была незначительная. Ясно, что отмеченный результат наблюдений 1936 г. над морозоустойчивостью отдельных сортов плодовых деревьев является предварительным. И хотя результат этих наблюдений совпадает в некоторой части с результатами наблюдений прошлых лет, тем не менее этот вопрос требует еще дальнейшей, более углубленной про-

Фиг. 3. Пепин литовский на подвое дикой лесной яблони БССР.

верки. Следует отметить, что влияние подвоя сказалось не только в устойчивости растений к морозам, но и в устойчивости их к ожогам, которые наблюдаются в садах БССР ранней весной. Так, напр., привой антоновки, на всех испытуемых подвоях, не имел ни одного случая образования ожогов. Сорт же уэльси, росший на подвое серинки, имел три случая образования ожогов, а на подвое дикой лесной яблони БССР подобного явления не наблюдалось. Понятно, что и в данном случае, как и в вопросе морозоустойчивости, необходимо провести более углубленное исследование, особенно для привоя сорта пепин литовский.

Фиг. 4. Пепин литовский на собственном подвое.

Судя по количеству образовавшихся завязей и плодов, можно сказать, что более раннее развитие растений наступает: у сорта уэльси на подвое серинки; у привоя сорта пепин литовский на подвое дикой лесной яблони БССР, на собственном подвое, на антоновке и титовке. Наблюдения, проведенные за развитием деревьев на различных подвоях, показали, что цветение растений началось почти в тот же календарный срок. Некоторое расхождение наблюдалось у сорта уэлси и антоновки, растущих на подвое серинки и боровинки, у которых отмечены значительно позднее раздвигание почечных чешуек и появление в почках верхушечных листьев. Но, на ряду с этим, здесь отмечена наиболее ранняя закладка верхушечной почки, что имеет весьма существенное значение для вызревания однолетней древесины. Таким образом из числа испытанных подвоев в условиях БССР наиболее ценными нужно признать следующие.

1. Сеянцы культурного сорта антоновки, дающие более высокий выход стандартного посадочного материала, более разветвленную

Фиг. 5. Пепин литовский на подвоях антоновки и дикой лесной яблони БССР

корневую систему, более высокий процент приживаемости окулировок, выход посадочного материала из питомника и лучшее качество саженцев в соответствии с установленным стандартом, интенсивный рост привоев (утолщение штамба, прирост однолетних побегов и рост дерева в высоту) в молодом саду; по своей морозоустойчивости не уступают подвоям дикой лесной яблони, а кроме того, они, по всей вероятности, видоизменяют и характер кроны дерева в соответствии с силой роста растения. Так, напр., сравнивая форму кроны деревьев пепина литовского на подвое дикой лесной яблони БССР с кроной на подвое антоновки, следует отметить то обстоятельство, что на подвое антоновки он имеет более компактную крону, тогда как на подвое дикой лесной яблони крона имеет раскидисто-повислую форму.

Фиг. 6. Штрейфлинг на подвое титовки.

2. Сеянцы культурного сорта пепин литовский, дающие высококачественный посадочный материал, хороший прирост однолетних побегов и удовлетворительное утолщение штамбов по сравнению с дикой лесной яблоней. Однако, на ряду с положительными показателями, этот сорт подвоя имеет и свои существенные дефекты. Прежде всего сам сорт пепин литовский страдает у нас от солнечных ожогов, что особенно подтвердилось наблюдениями 1936 г. Наибольшее количество деревьев с солнечными ожогами было у пепина литовского на подвоях антоновки и дикой лесной яблони БССР и наименьшее — на собственном подвое и на подвое титовки. Кроме того, сорт пепин литовский, растущий на собственном подвое, в значительной степени предрасположен к образованию плакучей кроны, что является весьма нежелательным явлением для практики.

В связи с этим, подвои из семян культурного сорта пепин литовский пока нельзя рекомендовать производству, так как это может быть связано с большим производственным риском.

3. Сеянцы культурного сорта серинки, дающие высокий процент приживаемости окулировок, хороший рост саженцев и высокий процент выхода их из питомника по сравнению с подвоями антоновки и дикой лесной яблони, хотя по качеству посадочного материала подвой серинки несколько уступает подвою антоновки. Правда, поведение привоя уэлси и антоновки на этом подвое несколько изменяется в дальнейшем их росте и развитии в молодом саду, но это не меняет общей картины. Деревья сорта антоновки на подвое серинки в 1936 г. имели некоторое увеличение в диаметре штамба по сравнению с деревьями на подвое антоновки и особенно на подвое дикой лесной яблони БССР. Сорт уэлси на подвое серинки имел некоторое отставание в росте по сравнению с деревьями на подвое антоновки. Поэтому подвой серинки следует рекомендовать для производственного испытания в питомниководческой практике и, в первую очередь, для привоев сорта уэлси и антоновки.

4. Сеянцы культурного сорта титовки, дающие хорошие результаты по проценту приживаемости окулировок и общему выходу посадочного материала из питомника. Правда, процент качества саженцев этого сорта на собственном подвое значительно ниже, чем на подвое дикой лесной

яблони БССР. Но, на ряду с этим, на подвое титовки растения имели больший диаметр штамба, больший прирост однолетних побегов и большую высоту деревьев по сравнению с подвоем дикой лесной яблони. Кроме того, привой сорта пепин литовский на подвое титовки имел наименьшее количество случаев повреждения штамбов солнечными ожогами по сравнению с деревьями на подвое дикой лесной яблони и антоновки. Существенным дефектом этого подвоя является подмерзание концевой части однолетней древесины привоя, что и у нас было показали результаты наблюдений 1934 и 1935 гг. Но положительное влияние подвоя титовки на рост и развитие растений пепина литовского и штрейфлинга позволяет рекомендовать его питомниководческим хозяйствам для широкого производственного испытания, увеличив количество испытываемых на нем сортов привоев.

Фиг. 7. Штрейфлинг на подвое антоновки.

Фиг. 8. Антоновка на подвое пепина литовского.

5. Сеянцы культурного сорта боровинки не показали положительного влияния на рост и развитие растений антоновки. Этот сорт лучше рос и развивался на собственном подвое, на сеянке и дикой лесной яблоне, чем на подвое боровинки. Поэтому антоновку целесообразнее будет выращивать на подвое дикой лесной яблони БССР или же на антоновке, как на наиболее стимулирующих рост растений подвоях.

Таким образом лучшими подвоями для испытанных нами сортов яблони являются сеянцы культурных сортов: антоновки, пепина литовского, сеянки и титовки. Выдвигая эти подвои для плодоводства БССР, мы нисколько не хотим умалить этим значение других подвоев. Ясно, конечно, что подвой дикой лесной яблони БССР был и остается еще лучшим подвоем для целого ряда сортов яблони. С этим подвоем, так же как и с антоновкой, пепином литовским, титовкой и другими подвоями, нужно провести еще большую исследовательскую работу,

которая ясно показала бы все преимущества того или иного подвоя для данного района.

Предварительные данные наших опытов лишний раз подтверждают правильность учения И. В. Мичурина и Т. Д. Лысенко о взаимовлиянии подвоя и привоя. Эти данные показывают, что подвой играет огромную роль в жизни плодового дерева, от которого в большей степени зависит получение всех необходимых хозяйственно-ценных признаков для данного района. Поэтому совершенно неправы те исследователи, которые приписывают решающее значение привою как аппарату, синтезирующему якобы вещества типа гормонов, ускоряющих развитие растений и повышающих их устойчивость против неблагоприятных условий внешней среды.

III. Выводы

Изучение взаимовлияния подвоя и привоя на рост и развитие плодового дерева показало:

1. Подвой дикой лесной яблони БССР дает менее благоприятные результаты по большинству приведенных показателей, чем подвои антоновки, пепина литовского, серинки и титовки. Причина этого явления заключается, по всей вероятности, в том, что дикая лесная яблоня БССР не подвергалась стандартизации, благодаря чему в садах Белоруссии наблюдается большая неоднородность деревьев даже одних и тех же сортов. Поэтому, несмотря на сравнительно слабый рост растений на этом подвое, его все же нужно оставить в числе основных подвоев для яблони как испытанный в течение многих лет в условиях питомниководческой практики и к тому же достаточно проверенный в вопросах морозоустойчивости, долговечности и плодоношения. Для этого желательно использовать подвой, выращиваемый из семян плодов дикой лесной яблони, которая встречается в дикорастущем виде в лесах Пуховичского и других районов, или же из семян дикой лесной яблони хорошо развитых деревьев колхозных и совхозных садов.

2. На ряду с применением подвоя дикой лесной яблони БССР, основное внимание должно быть направлено на использование в качестве подвоя сеянцев, выращиваемых из плодов культурного сорта антоновки, и в первую очередь для привоев таких сортов, как антоновка, серинка, штрейфлинг и пепин литовский. Подвой антоновки показал высокую устойчивость к морозу в условиях Белоруссии; дал более высокий процент выхода посадочного материала; имел более развитую корневую систему; дал более высокий процент приживаемости окулировок, выход посадочного материала из питомника и лучшее качество саженцев в соответствии с установленным стандартом. Являясь одним из основных сортов ассортимента яблони, антоновка идет в значительном количестве на техническую переработку, что создает условия для заготовки ее семян в требуемом количестве. На основании вышеприведенных показателей и положительной оценки работников плодоводства, сеянцы антоновки следует рекомендовать для широкого применения в качестве подвоя в питомниках Белоруссии с выращиванием на нем сортов: антоновки, штрейфлинга, серинки.

3. Подвой пепина литовского дает высококачественный посадочный материал, хороший прирост однолетних побегов и удовлетворительное утолщение штамба по сравнению с дикой лесной яблоней. Кроме того, сорт пепин литовский менее страдает от солнечных ожогов на собственном подвое, тогда как на других подвоях он более подвергается солнечным ожогам. В связи с этим подвой пепина литовского представляет большой интерес для практики плодоводства.

4. Подвой серинки дает более высокий процент приживаемости окулировок, хороший рост саженцев и высокий процент выхода их из питомника по сравнению с подвоями антоновки и дикой лесной яблони, но по качеству посадочного материала он уступает подвою антоновки. Поэтому подвой серинки необходимо подвергнуть дальнейшим наблюдению и изучению, особенно с привитым на нем сортом уэлси.

5. Подвой титовки дает высокий процент приживаемости окулировок и общего выхода посадочного материала из питомника. На подвое титовки растения имели больший диаметр штамба, больший прирост однолетних побегов и высоту деревьев по сравнению с подвоем дикой лесной яблони, но качество саженцев штрейфлинга на этом подвое было ниже, чем на подвое дикой лесной яблони. В связи с этим подвой титовки можно рекомендовать лишь питомниководческим хозяйствам для широкого испытания, увеличив количество испытываемых на нем сортов привоев яблони.

6. Подвой боровинки не показал положительного влияния на рост и развитие растений антоновки по сравнению с другими испытываемыми нами подвоями. Поэтому подвой боровинки нельзя рекомендовать даже питомниководческим хозяйствам для испытания на нем сорта антоновки, так как этот сорт лучше растет на дикой лесной яблоне и на собственном подвое.

В заключение отметим, что изучение вопросов, входящих в задачу опытов, продолжается как в плодовом питомнике станции, так и в молодом саду колхоза НКВД Минского района, колхоза Фалько Дзержинского района, на опорном пункте и экспериментальной базе Белорусской плодо-овощной опытной станции.

ЛИТЕРАТУРА

1. И. В. Мичурин. Итоги полувековых работ по выведению новых сортов плодовых и ягодных растений. Сельхозгиз, 1929. — **2.** Акад. Т. Д. Лысенко. Сущность влияния подвоя на привой. Тр. ВАСХНИЛ, Москва, 1937. — **3. И. В. Мичурин.** Избранные труды. Воронеж, 1939. — **4.** Акад. Т. Д. Лысенко. Теоретические основы яровизации. ГИЗ, 1935. — **5. П. Г. Шитт.** Подвой для наших плодовых пород. Пгр., 1914. — **6. Б. С. Мошков.** Фотопериодическая реакция листьев и возможность использования ее при прививках. Соцрастениеводство, 1936, № 19. — **7. М. Х. Чайлахян.** Гормональная теория развития растений, 1938. — **8.** Отчеты Г. А. Шпонько о работе отдела агротехники БПООС с 1934 по 1938 г. — **9. Sachs Julius.** Stoff und Form der Pflanzenorgane. Gesammelte Abhandlungen über Pflanzenphysiologie. 1892.—**10. Müller—Thurgau H.** Abhangigkeit der Ausbildurg der Traubenbeeren und einiger anderer Früchte von der Ausbildung der Samen Landw. Jb. Schweiz, 1898. — **11. Loew O.** Zur Theorie der blütenbildenden Stoffe. Flora, 1903. — **12. Klebs G.** Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena, 1903; Über die Blütenbildung von Sempervivum. Flora, 1918. — **13. Kraus E. J. a. Kraybill H. K.** Vegetation and reproduction with special reference to the tomato (*Lycopersicum esculentum*) Oregon Sta. Bull., 1918.

ВЛИЯНИЕ МИКРОЭЛЕМЕНТОВ НА ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ, СОЛЕВЫНОСЛИВОСТЬ РАСТЕНИЙ И НА ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЗЕРНА

М. Я. Школьник

(Ботанический институт Академии Наук СССР)

Многочисленными работами ряда авторов (Bertrand, 1912; Agulhon, 1910; Brenchley a. Warington, 1927; Maze, 1914; Samuel a. Pipper, 1929; Sommer, 1928, 1931; Белоусов, 1932; Бобко, 1936 и др.) и нашими исследованиями (Школьник, 1933, 1934, 1935, 1936, 1939) доказано, что микроэлементы (бор, марганец, цинк и медь) являются необходимыми для растений элементами. Выявившееся важное значение их в жизни растений выдвинуло вопрос о практическом их применении. В последнее время микроудобрения, в частности борные, марганцевые и медные, начинают входить в широкую практику социалистического земледелия. Достаточно сослаться на статью агронома С. Житкова в «Ленинградской правде» от 27 февраля 1939 г., в которой указывается, что колхоз «Строитель» Славковского района, получивший в 1938 г. 207 тыс. руб. дохода от льна, первым в Ленинградской обл. применил бормагниевые удобрения под лен на больших площадях. Бормагний был внесен на участках всех льноводных звеньев. Бормагний оказал сильное действие на повышение урожая волокна и семян льна и улучшил качество урожая. В этой статье указывается, что к весеннему севу 1939 г. Ленинградская область получит бормагний в количестве, достаточном для удобрения 3 тыс. га. Согласно указаниям П. А. Власюка и Добротворской, уже в 1937 г. ряд колхоз в Украинской ССР вносил буру в виде подкормки под сахарную свеклу. Марганцевые удобрения тоже начинают входить в практику свекловодческих хозяйств.

В работе Лишкевича (1937) по влиянию содержащего медь колчеданного огарка на урожай конопли на болотных почвах показано, каким замечательным средством повышения урожая на этих почвах являются содержащие медь удобрения. Колчеданный огарок повышал урожай конопли не только в случаях, когда он непосредственно вносился под растения, но и на второй год, давая повышение урожая в 2—3 раза по сравнению с контролем. В 1936 г. огарок вносился на всей площади совхоза им. X-летия БССР (на площади в 550 га) и дал очень значительное повышение урожая.

Микроэлементы имеют большое значение не только в увеличении количества урожая, но также и в повышении его качества. В работе Власюка (1937) показано, что марганец, являющийся сильным катализатором биохимических процессов, на ряду с повышением веса корня и ботвы сахарной свеклы, обусловливает усиление синтеза и накопления всех форм изучавшихся сахаров и лучшее их передвижение из пластинки и черешка листьев в корень. В работах Кауфмана (Kaufmann, 1934), Белоусова (1936) и др. установлено повышение сахаристости сахарной свеклы под влиянием борных удобрений. Повышение процента сахара у огурцов под влиянием борных удобрений отмечено в работе Бобко, Кедровой-Зихман и Данковой (1934).

Из опытов Луковникова (1936) выяснилось, что микроэлементы повышают процент каучука у кок-сагыза. В работе Пейве и Радова (1936) показано, что

под влиянием бора значительно повысился урожай и улучшилось качество длинного волокна у льна.

Таким образом, микроэлементы, играющие большую роль в кардинальных процессах внутриклеточного обмена, имеют большое значение не только как факторы поднятия урожайности растений, но также как регуляторы сложнейших биохимических процессов превращения веществ, совершающихся в растительном организме. Благодаря этому они могут стать мощным фактором в деле управления химизмом растений — управления качеством урожая. Возможно, что эта сторона действия микроэлементов приобретет в дальнейшем, по мере увеличения наших знаний об их физиологической роли, ведущее значение. Намечается заманчивая перспектива регулирования качества урожая внесением в почву незначительных количеств химических веществ.

Особое практическое значение приобрели бы микроэлементы, если бы они оказывали влияние на повышение устойчивости растений к таким неблагоприятным условиям внешней среды, как высокие и низкие температуры воздуха, почвенная засуха и засоление почв. Есть основание предполагать, что микроэлементы, благодаря своему влиянию на физико-химические свойства коллоидов плазмы, могут оказывать влияние на повышение засухо-, жаро-, морозо- и солевыносливости растений. По этому вопросу, однако, в литературе никаких данных нет.

Целью настоящего исследования было изучение влияния микроэлементов на засухоустойчивость и солевыносливость растений, а также выявление их влияния на химический состав зерна, на содержание белков и углеводов в нем. При этом мы исходили из следующих положений.

В нашей работе (Школьник, 1939), проведенной в 1934 г., нами было обнаружено очень интересное явление: бор, будучи необходимым для высших растений элементом, вместе с тем в отличие от других необходимых элементов, таких, как напр., калий, кальций, железо, во-первых, необходим различным видам растений в резко различной степени и, во-вторых, потребность в боре даже у одного и того же вида меняется в резкой степени в зависимости от факторов внешней среды (температуры). В этой работе нами было показано, что при исключении бора у льна в условиях водных культур скорость появления симптомов страдания от недостатка бора находится в прямой зависимости от температурных условий: чем ниже температура воздуха и больше облачность, тем позднее и менее ярко наступает страдание от недостатка бора. Если после исключения бора стоит солнечная жаркая погода, растения начинают страдать очень скоро — через 6—8 дней после исключения. Если же дни стоят облачные и температура воздуха ниже, появления симптомов страдания от недостатка бора долго не наступают (проходит 10—15 дней, а растения остаются совершенно здоровыми).

Уже в этой работе мы высказывали предположение, что «вполне возможно, что в разных климатических условиях потребность одного и того же вида растения в боре будет различной и что она будет определяться не только содержанием бора в почвах, но еще и разными климатическими условиями. Можно себе представить, что в южных областях нашего Союза с более сухим и жарким летом потребность растений в боре будет больше, чем в северных».

Интересно, что сухая гниль или болезнь сердечка у сахарной свеклы, являющаяся результатом физиологического расстройства вследствие недостатка бора, согласно данным Франка (Frank, 1897), Ремера (1930), Томпкинса (Tompkins, 1931) и др., проявляется главным образом в годы с жарким летом.

Исходя из этих данных, можно было предполагать, что бор, а может быть и некоторые другие микроэлементы влияют на повышение засухоустойчивости растений. На это предположение нас наталкивала еще работа Низовцева (1933), в которой имеются указания на интересные особенности взаимодействия соединений бора с лиофильными коллоидами: бор в незначительнейшей дозе ускоряет застудневание желатины, увеличивает вязкость и уменьшает разбухание желатино-боратного золя. Вместе с тем известно, что увеличение вязкости протоплазмы, т. е. увеличение концентрации в ней гидрофильных коллоидов, при-

сутствие в клетках больших количеств сахаров и других осмотически деятельных веществ и т. п., является, с одной стороны, защитным приспособлением, увеличивающим стойкость плазмы при обезвоживании, а с другой стороны, фактором, повышающим сосущую силу клеток и одновременно снижающим интенсивность транспирации.

В работе Роза (Rosa, 1921) имеются указания на обилие тканей засухоустойчивых растений гидрофильными коллоидами. Эти данные получили подтверждение в работах целого ряда исследователей, в том числе Штокера (O. Stocker, 1928). Можно было себе представить, что бор, повышающий вязкость коллоидов, должен повышать засухоустойчивость растений.

Строя свое предположение о возможном влиянии бора и других микроэлементов на солевыносливость растений, мы исходили из имеющихся в литературе данных об их способности обезвреживать действие других ионов о наличии антагонизма между макро- и микроэлементами. Мы здесь имеем в виду работу Мазэ (Maze, 1914), обнаружившего в листьях растений, погибших от недостатка цинка, большое содержание золы. При отсутствии цинка через несколько дней наблюдалось сильное потемнение окраски листьев, приобревших металлический оттенок; на листьях осаждались питательные соли, преимущественно нитраты и фосфаты. Автор приходит к выводу, что роль цинка заключается в регулировании поступления питательных солей.

Из работы Стоклаза (Stoklasa, 1922) известно, что алюминий и железо обезвреживают действие других ионов. Алюминий снижает процентное содержание Ca, Mg, K, Na, Fe в золе. Железо снижает процентное содержание Mg, Na, K. Способность алюминия обезвреживать действие других ионов доказано также в работе Сзюц (Szucs, 1913). Такая же способность в этой работе показана и для утриума и лантана.

В наших исследованиях (1934, 1939) были констатированы факты уменьшения поступления одних зольных элементов (главным образом фосфора) и повышения поступления других (калия). Рем (Rehm, 1937) приводит данные, согласно которым бор уменьшает поступление анионов и увеличивает поступление катионов. У Новикова (1936) наблюдалось уменьшение поступлений хлора у хлопка под влиянием бора. Можно было ожидать, что при внесении бора на засоленную хлористым натром почву будет наблюдаться меньшее страдание растений.

Микроэлементы в нормальных условиях в большинстве случаев дают повышение урожая, поэтому только одно повышение урожая под их влиянием у подвергавшихся и неподвергавшихся засухе или засолению растений еще не является показателем их влияния на повышение засухоустойчивости и солевыносливости. Чтобы судить о влиянии микроэлементов на устойчивость растений к засухе и засолению, необходимо сравнить депрессию урожая, вызванную засухой или засолением почвы у растений, получивших и не получивших микроэлементы. Снижение депрессии урожая на вариантах с микроэлементами говорит об их способности повышать засухоустойчивость или солевыносливость растений.

Этим критерием мы пользуемся в нашей работе при оценке влияния микроэлементов на засухоустойчивость и солевыносливость растений. В соответствии с этим и построена схема нашего опыта.

Опыты проводились в 1937 и 1938 гг. В постановке опытов принимала участие Н. А. Макарова.

Опыты 1937 г. с пшеницей

1-я серия. Контрольные, не подвергавшиеся засухе растения с вариантами: 1) без микроэлементов, 2) + бор, 3) + медь, 4) + цинк, 5) + все микроэлементы (B, Cu, Zn).

2-я серия. Растения, подвергавшиеся засухе в период кущения с вариантами: 1) без микроэлементов, 2) + бор, 3) + медь, 4) + цинк, 5) + марганец, 6) алюминий, 7) + все микроэлементы (B, Cu, Zn, Mn, Al).

3-я серия. Растения подвергавшиеся засухе в период начала выбрасывания колоса с вариантами: 1) без микроэлементов, 2) + бор, 3) + медь, 4) + цинк, 5) + все микроэлементы (B, Cu, Zn).

4-я серия. Растения, выращивавшиеся в условиях засоления почвы NaCl, со следующими вариантами: 1) без микроэлементов, 2) — бор, 3) — медь, 4) + цинк, 5) + марганец, 6) + алюминий, 7) + все микроэлементы (B, Cu, Zn, Mn, Al).

5-я серия. Растения, выращивавшиеся в условиях засоления почвы и подвергавшиеся засухе в период выбрасывания колоса с вариантами: 1) без микроэлементов, 2) — бор, 3) + медь, 4) + цинк, 5) + марганец, 6) + алюминий, 7) + все микроэлементы (B, Cu, Zn, Mn, Al).

6-я серия. Растения, выращивавшиеся на протяжении всего вегетационного периода при 30% влажности почвы от полной влагоемкости, со следующими вариантами: 1) без микроэлементов, 2) + бор, 3) + медь, 4) + цинк, 5) + микроэлементы (B, Cu, Zn).

Опыт с растениями 3-й серии, подвергавшимися засухе в период выбрасывания колоса, был неудачен, так как растения этой серии заболели к моменту начала засухи мучнистой росой и, будучи пущены под засуху в такой критический к недостатку влаги период, сильно пострадали и дали ничтожный урожай. Вследствие этого опыт с растениями этой серии нами совсем не учитывается.

Микроэлементы во всех сериях опыта, кроме 2-й, вносились в следующих количествах (на 1 кг почвы): бор — 0.7 мг, медь — 1 мг, цинк — 2 мг, марганец — 1 мг, алюминий — 1 мг. На варианте, где все микроэлементы давались вместе, они вносились в уменьшенных количествах. Во 2-й серии опытов давались более повышенные дозы микроэлементов (на 1 кг почвы): бор — 1 мг, медь — 5 мг, цинк — 5 мг, марганец — 3 мг и алюминий — 5 мг. На варианте, где все микроэлементы давались вместе, они вносились в уменьшенных количествах.

В опытах с солевыносливостью засоление создавалось хлористым натром. В 4-й серии засоление равнялось 0.015 моля, затем позже, когда это засоление оказалось недостаточным, оно было доведено до 0.030 моля. В 5-й серии засоление равнялось 0.030 моля, а затем было доведено до 0.060 моля.

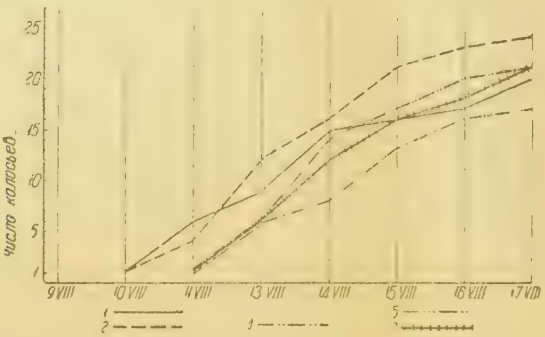
Опыты проводились вегетационным методом в почвенных культурах. Объектом исследования служила яровая пшеница Гордейформе, полученная из Всесоюзного института растениеводства (опытная станция в Суйде). Растения выращивались в глиняных сосудах. Полив растений производился дестиллированной водой. Почвенная засуха создавалась путем прекращения полива на определенное количество дней. Микроэлементы вносились в почву только один раз при посеве. Растения выращивались при 70% влажности почвы от полной влагоемкости. Засоление создавалось внесением раствора NaCl в почву.

Посев пшеницы был произведен 29 июня. Начало всход в было отмечено 2 июля, полная всхожесть — 5 июля. Растения 2-й серии пошли под засуху 16 августа, в начале кущения. Полив растений был прекращен на 12 дней — растения были политы только лишь 28 августа. Когда началось сильное завядание растений, выявилось по внешнему виду, что растения, получившие бор, марганец и все микроэлементы вместе, лучше, по сравнению с контролем, переносили засуху, меньше завядали и сохранили более тургесцентное состояние. Только в самые последние дни засухи, когда благодаря большой продолжительности засушливого периода (12 дней) все растения начали страдать, разница значительно сгладилась. На вариантах же с медью, цинком и алюминием растения не показали лучшей устойчивости в отношении почвенной засухи, по сравнению с контролем. Повидимому, это можно объяснить тем обстоятельством, что эти микроэлементы были внесены в данной серии опытов в слишком высокой дозе — по 5 мг элемента на 1 кг почвы. При засухе же концентрация почвенного раствора в отношении микроэлементов сильно увеличивается, и в данном случае они оказали некоторое ядовитое действие. Это и привело к страданию растений и, как будет далее видно, к снижению урожая по сравнению с контролем.

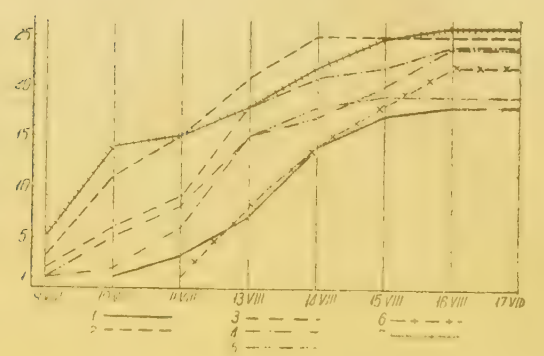
Очень интересным является дальнейшее поведение растений, подвергавшихся засухе в период кущения (2-я серия). Эти растения при вариантах опыта с бором, марганцем и всеми микроэлементами в течение продолжительного времени выделялись значительно более лучшим ростом по сравнению с контролем. Затем эта разница немного сгладилась. На вариантах с медью, цинком и алюминием по указанной выше причине, наоборот, наблюдалось некоторое ухудшение

роста. Такое поведение растений, получивших бор, марганец и все микроэлементы, объясняется тем, что они лучше (по сравнению с контролем) перенесли засуху, так как до засухи они почти не выделялись от контроля. В пользу этого утверждения говорит также тот факт, что в контрольной серии (1-я серия), в которой растения не подвергались засухе в отличие от 2-й серии, не было никаких различий в росте у получивших и неполучивших микроэлементы растений.

Интересные соотношения получились также под влиянием микроэлементов в ускорении развития у растений, подвергавшихся засухе в период кущения.



Фиг. 1. Динамика выбрасывания колоса у контрольных, неподвергавшихся засухе растений:
— контроль без микроэлементов; 2 + бор; 4 + медь, 5 + цинк; 7 + все микроэлементы.]



Фиг. 2. Динамика выбрасывания колоса растений, подвергавшихся засухе в период кущения:
1 — контроль без микроэлементов; 2 + бор; 3 + марганец; 4 + медь; 5 + цинк; 6 + алюминий; 7 + все микроэлементы.

Получившие микроэлементы растения этой серии дали ускорение в выбрасывании колоса. Такая закономерность наблюдалась на всех вариантах с микроэлементами, за исключением варианта с алюминием. Особенно в этом отношении выделялись варианты с бором и со всеми микроэлементами. Данные эти приведены в табл. 1 и на фиг. 1 и 2. Интересно, что на контрольной серии (1-я серия), где растения не подвергались засухе, микроэлементы (как это видно из табл. 2) не давали никакого ускорения в темпе выбрасывания колоса по сравнению с неполучившими микроэлементов растениями (ср. фиг. 1 и 2).

В табл. 2 и 3 приводятся урожайные данные по влиянию микроэлементов на засухоустойчивость и солевыносливость растений пшеницы. В нашей работе, где объектами исследования являются зерновые культуры — пшеница и

ячмень, — засухоустойчивость и солевыносливость растений будут определяться по урожаю зерна.[1]

Из табл. 2 видно, что в контрольной, неподвергавшейся засухе, серии (1-я серия) микроэлементы вели к некоторому повышению урожая стеблей и листьев, повышения же урожая зерна не давали. На варианте с бором и цинком наблюдалось даже некоторое снижение урожая зерна. На 2-й серии опыта, где растения подвергались засухе, можно было ожидать, на основании приведенных выше данных, повышения урожая зерна на варианте с бором, марганцем и всеми микроэлементами. Действительно, это наблюдалось на варианте с марганцем и со всеми микроэлементами, особенно на последнем варианте. Бор, однако, повышения урожая зерна не дал — действие его к концу вегетации сгладилось.

В виду того, что в первой контрольной серии варианта с марганцем не было, трудно сказать, является ли повышение урожая зерна под влиянием марганца результатом его влияния на засухоустойчивость. Варианты с медью, цинком и алюминием, как и следовало ожидать, дали снижение урожая зерна, так как они были внесены в количестве, угнетающем рост растений.

Таким образом на основании урожайных данных опыта 1937 г. можно говорить о повышении засухоустойчивости только под влиянием всех микроэлементов вместе взятых. Наблюдения же за растениями во время засухи и после засухи говорили в пользу повышения засухоустойчивости также под влиянием бора и марганца. Чтобы выяснить окончательно влияние бора и марганца на засухоустойчивость растений, опыты были продолжены в 1938 г. по более широкой схеме. Ниже мы остановимся на результатах этих опытов.

Из данных табл. 2 выявляется очень четкая закономерность в повышении солевыносливости растений под влиянием таких микроэлементов, как бор, марганец, алюминий и, в некоторой степени, цинк. Медь и все микроэлементы хотя и давали повышение урожая стеблей и листьев, но снижали урожай зерна, и поэтому нельзя говорить об их положительном влиянии на солевыносливость. Интересные выводы можно сделать из табл. 2 в отношении влияния таких микроэлементов, как бор, медь, марганец, алюминий и все микроэлементы, на засухоустойчивость растений, выращенных на засоленной почве. Все эти микроэлементы, давая большее или меньшее снижение урожая стеблей и листьев при засухе, дают при этом значительное повышение урожая зерна. Данные опытов этой серии убеждают нас в том, что в случае, если такие микроэлементы, как медь, цинк и алюминий и все микроэлементы, взять (на 1 кг почвы) в оптимальной дозе, как это было в данной серии (медь в дозе — 1 мг, цинк — 2 мг и алюминий — 1 мг), они ведут к повышению не только солевыносливости, но и засухоустойчивости. У растений, выращенных при 40% влажности, медь ведет к повышению урожайности, бор же не дает никаких заметных различий, а цинк и все микроэлементы, наоборот, ведут к снижению урожайности. Возможно, что снижение урожая в этом случае является результатом того, что при такой пониженной влажности почвы сильно повышается концентрация почвенного раствора в отношении микроэлементов, что ведет к угнетению растения.

Опыты 1938 г. с ячменем

Опыты проводились вегетационным методом в почвенных культурах. Сорт ячменя DC erectum 865-3. Повторность опыта 4-кратная. Растения выращивались в вегетационных сосудах Вагнера. Полив производился дестиллированной водой. Засуха создавалась путем приостановки полива. Микроэлементы вноси-

[1] Мы согласны с Коломийцем (1934), который считает, что всякая оценка засухоустойчивости растений должна производиться на основании изменений (депрессий) прироста сухих веществ (урожая), вызываемых влиянием засухи, и что при этом, в первую очередь, необходимо считаться с изменениями прироста не общей массы растений, а тех органов, ради которых культивируется растение. В практике селекционной работы и сортоиспытания оценка сортов зерновых культур на устойчивость их против засухи производится путем сравнения абсолютных количеств урожая зерна.

Таблица 1

Влияние микроэлементов на темпы выбрасывания колоса у подвергавшихся и неподвергавшихся засухе растений пшеницы
(Количество колосьев по всему варианту)

Растения	9 VIII							10 VIII							11 VIII							13 VIII						
	без микроэлементов	+ бор	+ марганец	+ медь	+ цинк	+ алюминий	+ все микроэлементы	без микроэлементов	+ бор	+ марганец	+ медь	+ цинк	+ алюминий	+ все микроэлементы	без микроэлементов	+ бор	+ марганец	+ медь	+ цинк	+ алюминий	+ все микроэлементы	без микроэлементов	+ бор	+ марганец	+ медь	+ цинк	+ алюминий	+ все микроэлементы
Контрольные, неподвергавшиеся засухе	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	6	4	—	1	1	—	1	9	12	—	6	6	—	7
Подвергавшиеся засухе в период кущения (с 16 до 28 VII) . . .	—	3	2	1	1	—	5	1	11	6	5	2	—	14	3	15	9	8	6	1	15	7	21	18	15	15	8	18

Растения	14 VIII							15 VIII							16 VIII							17 VIII						
Контрольные, неподвергавшиеся засухе	15	16	—	14	8	—	12	16	21	—	17	13	—	16	17	23	—	20	16	—	18	20	24	—	21	17	—	21
Подвергавшиеся засухе в период кущения (с 16 до 28 VII) . . .	14	25	21	17	18	14	22	17	25	22	20	19	18	25	18	25	24	24	19	22	26	18	25	24	24	19	22	26

Таблица 2

Урожай сухой массы и зерна пшеницы, подвергавшейся и неподвергавшейся засухе, в зависимости от внесения микроэлементов в почву

Схема опыта	Растения			
	Средний вес на один сосуд (в г)		Средний вес на один сосуд (в %)[1]	
	стеблей и листьев	зерна	стеблей и листьев	зерна
1-я серия. Контрольные растения, не подвергавшиеся засухе				
Без микроэлементов	6.32	2.88	100.0	100.0
+ бор	6.63	2.72	104.9	94.4
+ медь	6.77	2.87	107.3	99.7
+ цинк	6.60	2.50	104.4	86.8
+ все микроэлементы	6.75	2.95	106.9	102.4
2-серия. Растения, подвергавшиеся засухе в период кущения				
Без микроэлементов	5.02	1.14	100.0	100.0
+ бор	5.42	1.12	107.9	98.2
+ медь	4.27	0.71	85.6	62.3
+ цинк	4.15	0.47	82.7	41.2
+ марганец	4.91	1.24	95.8	108.8
+ алюминий	3.92	0.77	78.8	63.4
+ все микроэлементы	4.81	1.35	95.8	118.4
4-я серия. Растения, выросшие на засоленной почве				
Без микроэлементов	4.32	2.53	100.0	100.0
+ бор	5.40	3.28	125.0	129.7
+ медь	5.12	2.10	118.5	83.0
+ цинк	4.38	2.72	101.4	107.4
+ марганец	6.15	3.40	142.4	134.4
+ алюминий	6.15	3.00	142.4	118.6
+ все микроэлементы	4.80	2.30	111.1	90.9
5-я серия. Растения, выросшие на засоленной почве и подвергавшиеся засухе в период выбрасывания колоса				
Без микроэлементов	5.17	1.10	100.0	100.0
+ бор	4.47	1.22	86.4	110.9
+ медь	4.20	1.20	81.2	109.0
+ цинк	4.30	1.05	83.2	95.4
+ марганец	4.98	1.48	96.3	134.5
+ алюминий	4.75	2.05	91.9	186.3
+ все микроэлементы	3.55	1.27	68.7	115.4
6-я серия. Растения, выросшие при 40% влажной почвы от общей влагоемкости				
Без микроэлементов	3.53	1.53	100.0	100.0
+ бор	3.55	1.55	100.6	101.3
+ медь	4.23	1.80	119.8	117.6
+ цинк	3.47	1.37	98.7	89.5
+ все микроэлементы	3.25	1.18	92.1	77.1

[1] Вес растений на варианте без микроэлементов принимается за 100.

лись один раз при посеве. Растения выращивались при 70% влажности почвы от полной влагоемкости. Целью исследования было проверить влияние микроэлементов на засухоустойчивость, а также изучить их влияние на химизм зерна — на содержание углеводов и белков в нем. Чтобы иметь возможность более подробно изучить влияние того или другого микроэлемента на засухоустойчивость, для исследования были взяты только бор и марганец, от которых, согласно наблюдениям 1937 г., можно было ожидать повышения засухоустойчивости. Цинк и медь были включены только в одной серии опыта (5-я серия), алюминий совсем не был включен.

Опыты проводились по следующей схеме:

1-я серия. Контрольные растения, не подвергавшиеся засухе, выращенные при 70% влажности, с вариантами: 1) без микроэлементов, 2) + — бор, 3) + марганец.

2-я серия. Растения, подвергавшиеся засухе через 15 дней после появления всходов, с вариантами: 1) без микроэлементов, 2) + бор, 3) + марганец.

3-я серия. Растения, подвергавшиеся засухе в период кущения, с вариантами: 1) без микроэлементов, 2) + бор, 3) + марганец.

4-я серия. Растения, подвергавшиеся засухе в период выбрасывания колоса, с вариантами: 1) без микроэлементов, 2) + бор, 3) + марганец.

5-я серия. Растения, подвергавшиеся засухе в начальной фазе молочной спелости, с вариантами: 1) без микроэлементов, 2) + бор, 3) + марганец, 4) + цинк, 5) + медь.

6-я серия. Растения, выращенные при недостаточной влажности (30% влажности), с вариантами: 1) без микроэлементов, 2) + бор, 3) + марганец.

7-я серия. Растения, выращенные на избыточной влажности выше 100% влажности почвы от общей влагоемкости.

Посев ячменя был произведен 4 VI, полная всхожесть отмечена — 8 VI.

В табл. 3 нами приводятся урожайные данные получавших и неполучавших микроэлементы растений, подвергавшихся и не подвергавшихся засухе.

Из данных табл. 3 видно, что внесение микроэлементов бора и марганца под контрольные, неподвергавшиеся засухе растения не давало никакого повышения урожайности; наоборот, наблюдалось даже некоторое снижение урожайности зерна. Бор, давая некоторое снижение урожая стеблей и листьев, вместе с тем давал некоторое повышение урожая зерна.

При засухе на молодой фазе развития — через 15 дней после появления всходов — бор давал некоторое снижение урожая как стеблей и листьев, так и зерна; марганец же, давая некоторое снижение урожая стеблей и листьев, вместе с тем показал незначительное повышение урожая зерна. Совсем другие результаты получились, когда бор и марганец были внесены под растения, подвергавшиеся засухе в период кущения. В этом случае бор и марганец сильно повысили засухоустойчивость растений и дали повышение урожая как стеблей и листьев, так и зерна. Особенно велико повышение урожая зерна: так, при внесении бора урожай зерна повышается на 65.2%, при внесении марганца на 79.0%.

Повышение засухоустойчивости под влиянием марганца получилось также и на серии опыта, где растения подвергались засухе в период выбрасывания колоса. В этом опыте марганец повысил урожай зерна на 48.4%. Странно, что бор в этой серии опытов не дал повышения урожая зерна. В серии опыта, где растения подвергались засухе в периоде молочной спелости, марганец тоже давал некоторое повышение урожая зерна. Бор в этих опытах повышения урожая не давал; наоборот, внесение его в почву вело к некоторому снижению урожая.

Интересно, что марганец, внесенный под растения, подвергавшиеся засухе, на разных фазах развития повышает урожай зерна значительно больше, чем урожай стеблей и листьев. Это наблюдалось на серии опытов, где засуха создавалась в период кущения. Такие же соотношения в этой серии опытов получились и на варианте с бором. На других сериях, напр., в опытах, где засуха создавалась в период выбрасывания колоса и в период молочной спелости, марганец, давая даже некоторое снижение урожая стеблей и листьев, вместе с тем давал повышение урожая зерна. Такие же результаты были получены и в опы-

Таблица 3

Урожай сухой массы (стеблей и листьев) и зерна растений ячменя, подвергавшихся и неподвергавшихся засухе, в зависимости от внесения микроэлементов в почву.

Схема опыта	Растения			
	Средний вес на один сосуд (в г)		Средний вес на один сосуд (в %)	
	стеблей и листьев	зерна	стеблей и листьев	зерна
1-я серия. Контрольные растения, неподвергавшиеся засухе				
Без микроэлементов	11.94	10.45	100.0	100.0
+ бор	10.75	11.61	90.0	111.1
+ марганец	11.57	9.44	96.9	90.3
2-я серия. Растения, подвергавшиеся засухе через 15 дней после появления всходов				
Без микроэлементов	15.25	4.50	100.0	100.0
+ бор	13.62	4.29	89.9	95.3
+ марганец	13.90	4.64	91.2	103.1
3-я серия. Растения, подвергавшиеся засухе в период кущения				
Без микроэлементов	10.69	6.39	100.0	100.0
+ бор	12.77	10.56	119.4	165.2
+ марганец	13.15	11.44	120.3	179.0
4-я серия. Растения, подвергавшиеся засухе в период выбрасывания колоса				
Без микроэлементов	15.50	2.17	100.0	100.0
+ бор	14.76	1.67	94.9	76.9
+ марганец	14.60	3.22	94.2	148.4
5-я серия. Растения, подвергавшиеся засухе в начальной фазе молочной спелости				
Без микроэлементов	12.70	7.98	100.0	100.0
+ бор	12.10	6.18	95.3	77.4
+ марганец	11.80	8.24	92.9	103.3
+ медь	11.05	7.22	87.0	90.5
+ цинк	10.80	7.16	85.0	89.7
6-я серия. Растения, выросшие при недостаточной влажности почвы (30% влажности)				
Без микроэлементов	10.76	9.42	100.0	100.0
+ бор	9.41	6.64	87.4	70.5
+ марганец	13.45	5.55	125.0	58.9
7-я серия. Растения, выросшие при избыточной влажности почвы (выше 100% влажности)				
Без микроэлементов	10.82	2.82	100.0	100.0
+ бор	9.14	3.95	84.5	140.1
+ марганец	8.50	2.28	78.6	80.9

тах 1937 г. с пшеницей (табл. 2), где микроэлементы, внесенные под растения, выращенные на засоленной почве и подвергавшиеся засухе в период выбрасывания колоса, давая некоторое снижение урожая стеблей и листьев, вместе с тем давали значительное повышение урожая зерна. Такие результаты были получены как на вариантах с бором и марганцем, так и на вариантах с медью, алюминием и всеми микроэлементами вместе. Таким образом можно отметить как закономерность, что микроэлементы в тех случаях, когда они повышают засухоустойчивость растений, повышают больше урожай зерна, чем урожай стеблей и листьев. Часто же, не давая совсем повышения урожая стеблей и листьев или давая даже снижение урожая, они дают значительное повышение урожая зерна. Отмеченная особенность микроэлементов является хозяйственно выгодной, так как зерно у хлебных злаков является наиболее ценным продуктом.

Полученное снижение урожая зерна у растений, получивших бор и марганец и выращенных при 30% влажности, является, повидимому, результатом того, что, как нами уже указывалось, при такой пониженной влажности почвы сильно повышается концентрация почвенного раствора в отношении микроэлементов, и беспрерывное пребывание растений на таком концентрированном растворе ведет к их угнетению. Такие же результаты были получены с бором и другими микроэлементами, за исключением меди, в опытах 1937 г. с пшеницей, выращенной при пониженной влажности почвы (40%). Марганца в этих опытах не было.

Интересно, что и на избыточной влажности бор, давая снижение урожая стеблей и листьев, вместе с тем дал значительное повышение урожая зерна (40.1%) по сравнению с контролем. Выявившееся в этих опытах влияние бора на повышение устойчивости растений к избыточной влажности представляет безусловный интерес.

Подводя итоги полученным нами двухлетним данным по влиянию микроэлементов на засухоустойчивость и одногодичным данным по их влиянию на солевыносливость, можно сделать следующие выводы:

1. Марганец ведет к повышению засухоустойчивости растений, особенно в случаях, когда растения подвергаются засухе в период кущения и в период выбрасывания колоса.

2. Бор не всегда повышает засухоустойчивость растений. В наших опытах повышение засухоустойчивости наблюдалось только тогда, когда засуха создавалась в период кущения; в случаях, когда засуха создавалась на других фазах, бор давал даже снижение устойчивости к засухе.

3. Бор, марганец и алюминий дают повышение солевыносливости растений.

4. Бор повышает устойчивость растений к избыточной увлажненности почвы.

Эти опыты мы рассматриваем как предварительные, требующие еще дальнейшей проверки и углубления. Опыты в этом направлении должны продолжаться, потому что этот вопрос приобретает большое теоретическое и практическое значение в борьбе с засухой и особенно в деле мелиорации солончаков, занимающих у нас в Союзе значительные пространства. Необходимо также проведение опытов по влиянию таких микроэлементов, как цинк, медь, алюминий на засухоустойчивость. В наших опытах 1937 г. по влиянию их на засухоустойчивость получились отрицательные результаты. Возможно, что это объясняется тем, что эти элементы были взяты в высокой дозе.

При постановке опытов по влиянию микроэлементов на засухоустойчивость необходимо учесть особенности микроэлементов оказывать положительное влияние только в очень незначительных дозировках. Известно, что при небольшом повышении их дозировки выше оптимальной они уже оказывают угнетающее действие на растение. Нужно следить за тем, чтобы наступающее при почвенной засухе повышение концентрации микроэлементов не оказывало угнетающего действия на растение. Необходимо поэтому при постановке опытов по влиянию микроэлементов на засухоустойчивость изучить влияние разных дозировок, начиная от самых низких. С другой стороны, необходимость внесения микро-

элементов в незначительных количествах ведет к тому, что на более поздних фазах развития растения должны ощущать недостаток в них. Поэтому при изучении влияния микроэлементов на засухоустойчивость на более поздних фазах развития, напр. при колошении или в фазе молочной спелости, необходимо кроме внесения микроэлементов с посевом еще дополнительно вносить их в виде подкормки небольшими дозами за некоторое время до того, как растения будут поставлены на засуху.

Влияние микроэлементов на химизм зерна

По вопросу о влиянии микроэлементов на химический состав зерна — на содержание углеводов и белков в нем — не было никаких сведений. Вместе с тем целый ряд данных по влиянию микроэлементов на углеводный и белковый обмен наталкивал на мысль, что микроэлементы должны оказывать влияние также и на химизм зерна. Часть этих данных приведена выше в начале статьи. Прибавим еще сюда наши данные (Школьник, Абашкин и Гринигер) о влиянии бора на повышение общей суммы углеводов и суммы растворимых углеводов в листьях лимона и данные наших опытов 1934 г. (Школьник, 1939), в которых нами было выяснено, что бор повышает количество белкового азота в листьях льна.

Особенно интересно было выяснить, как меняется химизм зерна под влиянием микроэлементов у подвергавшихся и не подвергавшихся засухе растений.

В 1938 г. нами было проведено исследование влияния микроэлементов на химизм зерна. Для этой цели нами были использованы семена ячменя, собранные с разных вариантов описанного выше опыта 1938 г. по засухоустойчивости. Анализ производился на растворимые углеводы и крахмал и на общий и белковый азот. Углеводы определялись по методу Ильина, общий азот микрометодом Кьельдаля, белковый азот по Барнштейну.

В табл. 4 приведены данные по содержанию углеводов в зернах ячменя под влиянием микроэлементов у подвергавшихся и неподвергавшихся засухе растений.

Из данных табл. 4 видно, что микроэлементы — бор и марганец — дают значительное повышение общей суммы углеводов в зерне у неподвергавшихся засухе растений. Повышение наблюдается по всем видам углеводов как растворимых, так и крахмала. У растений, подвергавшихся засухе на ранней фазе развития, микроэлементы ведут, наоборот, к снижению общей суммы углеводов. Это снижение получается на варианте с марганцем за счет снижения количества крахмала, сумма же растворимых углеводов не снижается. На варианте с бором снижение идет тоже главным образом за счет уменьшения количества крахмала. Зато у растений, подвергавшихся засухе в более поздние периоды — в период выбрасывания колоса и в период молочной зрелости при переходе растений к репродуктивному развитию, — микроэлементы бор и марганец ведут к сильному повышению углеводов в зерне.

На серии опытов, где растения подвергались засухе в период молочной спелости, изучалось также действие меди и цинка. Как видно из табл. 4, и медь и цинк сильно повышают содержание углеводов в зерне; особенно выделяется медь, которая дала повышение количества углеводов больше чем в три раза. Эти данные по влиянию меди представляют очень большой интерес. Медь, повидимому, играет большую роль в углеводном обмене. При засухе в период молочной спелости повышение общей суммы углеводов, под влиянием микроэлементов, создается главным образом за счет повышения количества крахмала.

На серии опытов, где растения выращивались при недостаточной влажности почвы (30%), бор дает незначительное повышение общей суммы углеводов, марганец же снижает их содержание. При выращивании растений на почве с избыточной влажностью количество углеводов в зерне под влиянием бора не меняется; марганец ведет к повышению их количества.

Большой интерес представляют полученные нами данные по влиянию микроэлементов на белковость зерна. В табл. 5 приведены данные по содер-

Таблица 4

Содержание углеводов в зернах ячменя в зависимости от внесения микроэлементов в почву [1]

Схема опыта	Углеводы					
	Монозы	Сахароза	Фр. мальтозы	Крахмал	Сумма растворимых углеводов	Общая сумма углеводов
1-я серия. Растения не подвергавшиеся засухе						
Без микроэлементов	2.16	1.28	0.49	12.18	3.93	16.11
+ бор	3.24	2.54	0.82	15.75	6.60	22.35
+ марганец	3.47	2.13	0.91	16.88	6.51	23.39
2-я серия. Растения, подвергавшиеся засухе через 15 дней после появления всходов						
Без микроэлементов	2.16	3.05	0.83	15.38	6.04	21.42
+ бор	2.00	2.52	0.92	10.45	5.44	15.89
+ марганец	2.56	3.02	0.67	10.22	6.25	16.47
3-я серия. Растения, подвергавшиеся засухе в период выбрасывания колоса						
Без микроэлементов	2.07	1.35	0.72	3.30	4.14	7.44
+ бор	3.26	1.96	0.81	6.10	6.03	12.13
+ марганец	5.46	2.63	0.53	14.56	8.62	23.18
4-я серия. Растения, подвергавшиеся засухе в начальной фазе молочной спелости						
Без микроэлементов	1.34	1.85	0.88	4.74	4.07	8.81
+ бор	3.18	2.65	1.09	10.02	6.92	16.94
+ марганец	1.73	2.66	0.93	5.62	5.32	10.94
+ медь	3.28	2.54	0.77	21.80	6.59	28.39
+ цинк	2.89	2.37	0.69	9.38	5.95	15.33
5-я серия. Растения, выросшие при недостаточной влажности (30% влажности)						
Без микроэлементов	3.35	2.88	0.88	14.26	7.11	21.37
+ бор	3.42	2.76	0.87	15.28	7.05	22.33
+ марганец	2.90	2.10	0.59	10.11	5.59	15.70
6-я серия. Растения, выросшие при избыточной влажности почвы (выше 100% влажности)						
Без микроэлементов	3.12	1.18	0.63	17.92	4.93	22.85
+ бор	3.29	2.47	0.72	15.37	6.48	21.85
+ марганец	3.42	1.11	0.81	19.09	5.34	24.43

[1] Анализы проведены Г. С. Кежа.

Таблица 5

Содержание общего и белкового азота в зернах ячменя в зависимости от внесения микроэлементов в почву (в %)[1]

Схема опыта	Азот		
	общий азот	белковый азот	% белкового азота от общего
1-я серия. Растения, подвергавшиеся засухе			
Без микроэлементов	4.23	3.32	78.44
+ бор	6.09	3.29	54.02
+ марганец	4.40	4.03	91.59
2-я серия. Растения, подвергавшиеся засухе через 15 дней после появления всходов			
Без микроэлементов	3.96	3.08	77.78
+ бор	5.37	4.87	81.36
+ марганец	3.00	2.69	89.69
3-я серия. Растения, подвергавшиеся засухе в период кущения			
Без микроэлементов	3.34	3.18	95.21
+ бор	4.02	3.67	91.29
+ марганец	4.20	3.33	79.28
4-я серия. Растения, подвергавшиеся засухе в период выбрасывания колоса			
Без микроэлементов	5.93	5.60	94.43
+ бор	6.54	6.26	95.72
+ марганец	6.71	6.17	91.95
5-я серия. Растения, подвергавшиеся засухе в начальной фазе молочной спелости			
Без микроэлементов	4.95	4.37	88.28
+ бор	5.20	4.36	83.84
+ марганец	5.04	3.26	64.68
+ медь	5.28	3.76	71.23
+ цинк	5.38	4.76	88.48
6-я серия. Растения, выросшие при недостаточной влажности почвы (30 % влажности			
Без микроэлементов	3.61	3.12	86.43
+ бор	5.38	4.86	90.33
+ марганец	5.33	4.93	90.43
7-я серия. Растения, выросшие при избыточной влажности почвы (выше 100% влажности			
Без микроэлементов	3.72	3.27	87.90
+ бор	5.13	4.85	94.54
+ марганец	5.41	4.72	86.72

[1] Анализы проведены Г. С. Кежа.

жанию общего и белкового азота, под влиянием микроэлементов, у подвергавшихся и неподвергавшихся засухе растений.

Из табл. 5 видно, что у неподвергавшихся засухе растений марганец и, особенно, бор ведут к увеличению общего азота в зерне; марганец повышает также количество белкового азота. При засухе через 15 дней после появления всходов бор ведет к значительному повышению как общего, так и белкового азота; марганец же, наоборот, снижает их количество. При засухе в период кущения и в период выбрасывания колоса бор и марганец ведут к значительному повышению как белкового, так и общего азота. При засухе в период молочной спелости бор и марганец дают повышение общего азота, количество же белкового азота под влиянием бора не меняется, под влиянием же марганца даже несколько снижается. Такое же повышение общего азота наблюдается также под влиянием меди и цинка. Содержание белкового азота под влиянием цинка повышается. Медь, наоборот, снижает его содержание в зерне. У растений, выращивавшихся при недостаточной (30%) и при избыточной влажности, как бор, так и марганец дали значительное повышение общего и белкового азота в зерне.

Таким образом, как видно из этих данных, бор во всех случаях во всех семи сериях опыта как у подвергавшихся, так и у неподвергавшихся засухе растений дал повышение общего азота в зерне, марганец на шести вариантах дал повышение и только на одном варианте вел к снижению общего азота. Повышение общего азота дали также медь и цинк, изучавшиеся, к сожалению, на одном только варианте. Бор ведет также к повышению белкового азота в зерне: на пяти вариантах из семи он вел к значительному повышению белкового азота, а на двух — количество белкового азота под его влиянием не изменилось. Марганец тоже ведет к повышению белкового азота: на пяти вариантах из семи марганец дал значительное повышение его в зерне и только на двух — снижение. Повышение белковости зерна наблюдалось также и под влиянием цинка, изучавшегося, как было указано, только на одном варианте. Медь, также изучавшаяся на одном варианте, дала снижение белкового азота.

Таким образом выявляются очень интересные факты, что микроэлементы (бор, марганец) ведут к повышению общего и белкового азота в зерне. Особенно интересно, что бор и марганец ведут к повышению белкового азота в зерне растений, выращенных на избыточной влажности. Вполне возможно, что микроэлементы — бор и марганец — могут стать средством повышения белковости зерна у растений на орошаемых площадях в случаях, когда наблюдается под влиянием полива снижение белковости зерна.

Необходимо провести опыт в производственной обстановке в колхозах и совхозах по влиянию микроэлементов на качество зерна, на его углеводность и белковость; особенно интересны такие опыты в районах с орошаемым земледелием.

К сожалению, из-за ограниченности данных нет возможности сделать какие либо определенные выводы относительно влияния меди и цинка на белковость зерна, но имеющиеся данные дают основание предполагать, что и эти элементы повышают содержание общего азота в зерне. Что же касается цинка, то он, по видимому, повышает содержание и белкового азота.

Выясненное нами влияние микроэлементов на химизм зерна представляет большой теоретический и практический интерес и должно далее изучаться более углубленно.

Данные этой работы особенно ярко подчеркивают, как велика сила воздействия условий внешней среды на организм: ничтожнейшие количества микроэлементов, данные растению, приводят к резким изменениям физиологического состояния организма. Особенный интерес с точки зрения изучения вопросов антагонизма ионов представляют данные по влиянию микроэлементов на солевыносливость растений. В создании физиологически уравновешенных растворов микроэлементам принадлежит исключительно большая роль, и это вытекает из истории растительных организмов.

ЛИТЕРАТУРА

Agulhon H. Recherches sur la présence et le rôle du bore chez les végétaux. These Paris, 1910. — Bertrand G. Sur le rôle des infiniment petits chimiques en agriculture. Ann. Inst. Pasteur., 1912, 22, 852. — Brenchley W. E. a. Warington K. The rôle of boron in the growth of plants. Ann. of Botany, 1927, 41, 16. — Frank Kampfbuch gegen die Schädlinge unserer Feld. Berlin, 1897. — Kaufmann O. Die Verwendung von Bor zur Bekämpfung der Herz und Trockenfäule der Rüben. Deutsche Zukerindustrie, 1934, 59, 15, 306. — Maze P. Influence respectives des éléments de la solution minérale sur le développements du mais. Ann. de l'Inst. Pasteur, 1914, 28, 21. — Rehm S. Der Einfluss der Borsäure auf Wachstum und Salzaufnahme von Impatiens balsamina. Jahrb. f. wiss. Bot., 1937, 85, 788. — Rosa J. K. Investigations on the hardening process in vegetable plants. Columbia Agr. Exper. Stat. Ber. Bull., 1921, 48, 90. — Samuel G. a. Pipper C. S. Manganese as an essential element for plant growth. Ann. Appl. biol., 1929, 16, 493. — Szucs J. Experimentelle Beiträge zu einer Theorie der antagonistischen Ionenwirkungen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1913, 52, 85. — Sommer A. L. Further evidence of the essential nature of zinc for the growth of higher green plants. Plant Phys., 1928, 3. — Sommer A. L. Copper as an essential for plant growth. Plant Phys., 1931, 6. — Stocker O. Der Wasserhaushalt aegyptischer Wüsten- und Salzpflanzen. Bot. Abh., 1928, H. 13, Jena. — Stoklasa J. Über die Verbreitung des Aluminiums in der Natur und seine Bedeutung beim Bau und Betriebstoffwechsel der Pflanzen. Jena, 1922. — Tompkins R. The late bright of the sugar beet. Phytopathology, 1931, 21, № 3, 289. — Белоусов М. А. Влияние бора на развитие сахарной свеклы в водных культурах. Тр. Центр. н.-и. инст. сах. пром., вып. 8. Работы Агрохимической секции 1928—1930 гг., 1932, т. I, 50. — Бобко Е. В. Роль микроэлементов в питании растений. Сб. «Агрохимия и почвоведение». Тр. Майской сессии Акад. Наук СССР, Москва, 1936. — Бобко Е. В., Кедрова-Зинкман О. Э. и Данкова М. В. Физиологическая роль и удобрительное значение микроэлементов. Химиз. соц. землед., 1934, № 2, 22. — Власюк П. А. Агротехническая наука в борьбе за повышение урожая и улучшения качества сахарной свеклы. Химиз. соц. землед., 1937, № 11. — Иноземцев С. И. О взаимодействии соединений бора с лиофильными коллоидами. Химиз. соц. землед., 1933, № 3, 214. — Коломиец И. А. К вопросу о засухоустойчивости и объективных признаках ее у сортов яровой пшеницы. Докл. Акад. Наук СССР, 1934, т. 2, № 2, 109. — Лашкевич Г. И. Влияние колчеданного огарка на повышение урожая конопли и качества волокна на болотных почвах. Лен и конопля, 1937, № 1. — Луковников Е. К. Краткие итоги работ по изучению питания каучуконосных растений. Химиз. соц. землед., 1936. № 6, 56. — Пейве Я. В. и Радов А. С. Бура как удобрение под лен. Лен и конопля, 1936, № 9. — Ремер. Свекловодство. 1930. — Школьник М. Я. Влияние бора и других дополнительных элементов на развитие льна. Акад. Наук СССР, 1933, 8, 1163. — Школьник М. Я. Влияние бора на развитие льна в водных и почвенных культурах. Докл. Акад. Наук СССР, 1934, т. 2, № 2. — Школьник М. Я. К физиологической роли бора. Докл. Акад. Наук СССР, 1934, т. I, № 3, 141. — Школьник М. Я. О необходимости бора для высших растений. Докл. Акад. Наук СССР, 1935, 2, № 2, 167. — Школьник М. Я. О значении бора для высших растений. Сб. научных работ комсомольцев Акад. Наук СССР, 1936, 345. — Школьник М. Я. Роль и значение бора и других микроэлементов в жизни растений. Изд. Акад. Наук СССР, 1939. (Печатается.) — Школьник М. Я., Абашкин В. К. и Гринингер М. П. Влияние бора и фосфора на рост, цветение и плодоношение лимона. Экспер. ботаника, вып. 4. (Печатается.)

О ЛИШЕННЫХ СОСУДОВ ИСКОПАЕМЫХ ДРЕВЕСИНАХ ИЗ МЕЗОЗОЯ СОЮЗА ССР

А. В. Ярмоленко

(Ботанический институт Академии Наук СССР)

Предисловие

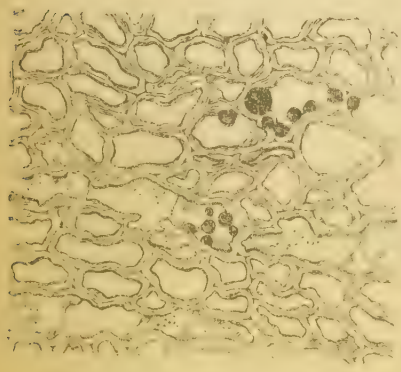
Среди ископаемых древесин, найденных за последние годы на территории СССР, особое внимание привлекают две находки, имеющие, несомненно, большое научное значение. Эти находки являются обломками ствола, представленными вторичной древесиной, состоящей из трахеид, лучей и древесной паренхимы, как и следует вторичной древесине хвойных, но окаймленные поры в трахеидах — лестничного типа, т. е. поры горизонтально вытянуты и сближены одна к другой. Для первичной древесины (протоксилемы) такая картина строения, близкая к строению кольчатых и спиральных элементов, не являлась бы сколько-нибудь загадочной, но во вторичной древесине трахеиды с лестничными порами встречаются у ограниченного числа групп, с одной стороны, тяготеющих к двудольным, в частности, к порядку *Magnoliales*, а с другой — принадлежащих к голосемянным, а именно к порядку *Bennettitales*. Наши находки, описанию которых посвящается эта работа, относятся: одна к лейасу (т. е. нижней юре), другая — к нижнему мелу. Столь древний возраст растений, могущих быть отнесенными к покрытосемянным, должен вызвать особое внимание к их анатомическому строению, так как морфологический их облик не дает точного определения. В связи с наличием таких находок встает вопрос о необходимости хотя бы вкратце свести все данные, имеющие отношение к этой проблеме, тем более что в нашей советской литературе она совершенно не освещалась, а подобного рода древесины описываются впервые.

1. Уральские древесины

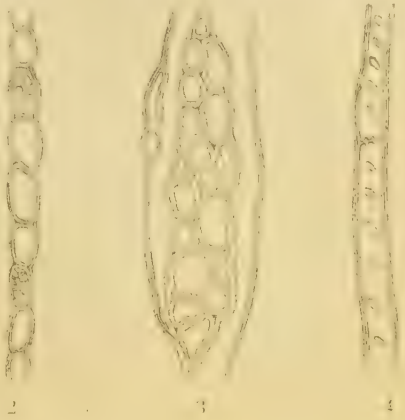
Условия нахождения остатков. Эти ископаемые древесины найдены Ф. Х. Бергером на восточном склоне Урала, в Троицко-Байновском месторождении огнеупорных глин, близ ст. Богданович Свердловской области. Возраст этих глин определяется главным образом на основании ископаемых древесин, из которых, кроме описываемых, нами определены *Podocarpoxylon woburnense* Stopes и *Cupressinoxylon vectense* Barber, формы, известные из апта Англии и часто встречающиеся в апт-альбских отложениях СССР. По данным, любезно предоставленным нам Н. К. Марковой, эти глины лежат ниже песков и глин, датированных верхнемеловыми (сеноманскими) губками, и ниже песчаников с сеноманской флорой (чулымский ярус). В пределах восточного склона Урала таких апт-альбских глин с ископаемыми древесинами того же систематического положения встречено очень много. Они часты в пределах Алапаевского и Каменского районов. Из Троицко-Байновского месторождения огнеупорных глин вместе с древесинами известен отпечаток папоротника, по определению А. Н. Криштофовича, являющегося *Asplenium Dicksonianum* Hr. Описанию всех этих материалов будет посвящена особая работа, а сообщенные

сведения даны для характеристики условий нахождения древесины и для определения ее возраста.

Внешний вид древесин. Имеется несколько обломков крупного сучковатого стволика, повидимому, свыше 15 см радиусом. Обломки имеют в поперечнике до 6 см по радиусу и 10—12 см по тангентальному направлению, при длине от 5 до 15 см по волокну. Древесина явно лигнитизирована, легко режется бритвой от руки или на микротоме, после проваривания ее в глицерин-желатине и последующего уплотнения в спирте. Излом ровный, бархатистый, матово-темнобурый. На изломе в поперечнике под лупой видны тангентальные



Фиг. 1. ***Homoxylon uralense*** Jarm. Поперечный разрез, показывающий лучи и трахеиды разного диаметра. Черные капли — смолистое содержимое. Увелич. около 30 раз.



Фиг. 2. *Homoxylon uralense* Jarm. Лучи в тангентальном сечении. Видны поры на вертикально тангентальных стенках клеток лучевой паренхимы. Увелич. около 30 раз. **Фиг. 3.** ***Homoxylon uralense*** Jarm. Лучи в тангентальном сечении. Увелич. около 30 раз. Фиг. 4. *Homoxylon uralense* Jarm. Клетки древесной паренхимы на тангентальном разрезе. Увелич. около 30 раз.

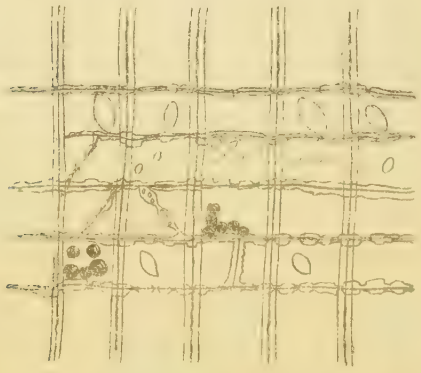
полосы шириной 1—2 мм, напоминающие кольца прироста, но микроскопическое исследование наличия таких колец не подтверждает. Имеются следы небольшого смятия, выражающегося в искривлении лучевых линий.

Описание микроскопического строения древесины. Вторичная древесина с более или менее правильными камбиальными рядами,[1] иногда несколько расстраивающимися вследствие неравномерного роста диаметра трахеид одного ряда или вследствие смещения или смятия клеточных стенок под влиянием сжатий, которым подверглась древесина. Кольца прироста не выражены ни в размерах поперечника трахеид, ни в толщине клеточных стенок. Все проводящие элементы на поперечном разрезе более или менее однотипны, а древесная паренхима трудно различима из-за бедности ее смолистым содержимым. Диаметр отдельных трахеид, в связи с отсутствием колец прироста, не изменяется закономерно в радиальном направлении. Но разница в диаметре различных, рядом расположенных трахеид, довольно значительна. Большинство трахеид имеет полость 25—30 μ диаметром, а между ними вкраплены тут и там отдельные трахеиды с диаметром полости в 40—75 μ (фиг. 1).

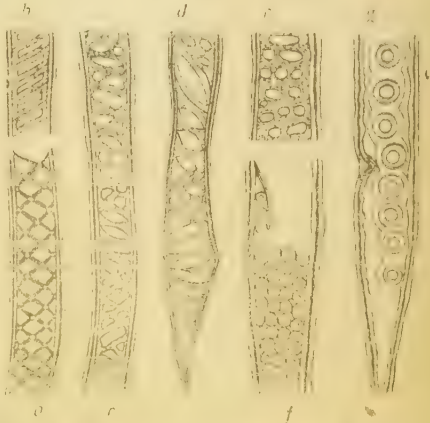
[1] Под камбиальным рядом мы понимаем радиальный ряд клеток (трахеид), происходящий более или менее достоверно из одной начальной клетки камбия. Служит признаком распознавания вторичной древесины.

Древесная паренхима разбросанная, с очень незначительным смолистым содержимым в капельном виде. Поперечные перегородки ее клеток имеют 1—2 узловатых вздутия (фиг. 4). Поры клеток простые, эллиптические, расположенные косо по отношению к длинной оси клетки (фиг. 4).

Лучи в ширину имеют 1—3 ряда, а в высоту достигают 30 клеточных рядов, лежащих один над другим. Лучевых трахеид нет. Клетки лучей несут поры на всех стенках (фиг. 2, 5). Радиальные поры в краевых клетках имеют по одной крупной, эллиптической, 10—18 μ длины, поре, во внутренних — по нескольку простых мелких пор до 8 μ диаметром (фиг. 5). Краевые клетки луча равные, правильной формы, отчего край луча на радиальном разрезе не зубчатый, а гладкий.



Фиг. 5 *Homoxylon uralense* Jarm. Луч в радиальном сечении. Черные капли — смолистое содержимое. Увелич. около 30 раз.



Фиг. 6. *Homoxylon uralense* Jarm. *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, *g* — поры трахеид на радиальном сечении, *a* — спиральная штриховатость. Увелич. около 30 раз.

Поры на радиальных стенках трахеид имеют крайне разнообразную форму. Одиночно встречается их ячеисто-четырехрядное расположение (фиг. 6, *f*), редко они округлые и расставленные (фиг. 6, *g*), чаще переходные к лестничным (фиг. 6, *c*, *d*, *e*) и настоящие лестничные (фиг. 6, *b*). В отдельных случаях встречается спиральная штриховатость (фиг. 6, *a*). Сохранность не всегда позволяет отличать контур окаймления пор, отчего на части рисунков дается только очертание устья пор (фиг. 6, *a*, *c*, *d*, *e*).

Определение древесины. Основные признаки описываемой ископаемой древесины, на основании которых мы должны определить ее систематическое положение, следующие: вторичная древесина с отсутствующими или неясно выраженными кольцами прироста и разбросанной древесной паренхимой; лучи одно-, двух-, трехрядные; трахеиды с лестничными или переходными к лестничным типами окаймленных пор. Такое сочетание признаков свойственно только одной группе ископаемых древесин, описанной как род *Homoxylon* Sahni (Sahni, 1932, descr. generico-specifica). Типовой вид этого рода найден в проблематически юрских отложениях Rajmahal Hills в Индии, в одном единственном образце из неизвестного местонахождения. Этот образец найден в состоянии окремнения, а не в лигнитизированном виде, как описываемые образцы. И тот и другие образцы в процессе фоссилизации несколько деформированы, но в обоих случаях не настолько, чтобы утратить основные, важные при определении, подробности своего анатомического строения. Сравнение типового *Homoxylon rajmahalense* Sahni с уральской находкой показывает ряд существенных отличий, которые не позволяют считать их тождественными в видовом отношении. Поэтому мы описываем ураль-

ские образцы как особый вид *Homoxylon uralense* Jarm. sp. nova. Основные признаки этих двух видов могут быть выражены в следующих сопоставлениях:

Homoxylon rajmahalense	*Homoxylon uralense*
Кольца прироста очень отчетливые.	Кольца прироста слабо выражены или их нет.
Трахеиды с диаметром, более или менее равномерно уменьшающимся при переходе от ранней к поздней части колец прироста.	Трахеиды разного диаметра раскиданы в беспорядке по древесине.
Древесная паренхима есть, рассеянная.	Древесная паренхима есть, рассеянная.
Лучи 1—3-рядные.	Лучи 1—3-рядные.
Лучевые поры на поле пересечения мелкие, по 2—7 до 8 μ диаметром.	Лучевые поры на поле пересечения у краевых клеток по 1—2 крупных в 10—18 μ диаметром, у внутренних по 2—6 до 8 μ диаметром.
Некоторые краевые клетки разрастающиеся, подобные лучевым трахеидам.	Все краевые клетки ровные, не образующие выростов.
Поры в трахеидах — только по радиальным стенкам.	Поры в трахеидах — по радиальным и тангентальным стенкам.

Как видно из данной таблички, отличия между древесинами довольно значительные. Особо следует отметить разницу радиальных лучевых пор, имеющую крупное таксономическое значение.

2. Среднеазиатские древесины

Условия нахождения остатков.[1] Место сбора ископаемой древесины административно принадлежит Караташскому району, входящему в состав Южного Казахстана, и расположено в верховьях р. Угам, в 20 км выше последнего населенного пункта — урочища Кызылтал.

В 1.5 км севернее высоты 950.0 (отметка взята с двухверстного планшета X-23), расположенной на правом берегу р. Угам, в урочище Джур-Джурек, на правом пологом склоне сая Бахмал, выходят отдельными разрозненными «пятнами» (200—300 м в поперечнике) дислоцированные породы, состоящие из конгломератов и песчаников. Конгломераты развиты преимущественно в основании описываемых пород, слагая базальные слои свиты, в то время как среди песчаников, лежащих стратиграфически выше, они встречаются в виде отдельных слоев.

Конгломераты с резким угловым несогласием налегают на песчано-эффузивную толщу намюрского яруса и состоят преимущественно из плохо окатанной гальки черных и белых кремней, кварца, серых кварцитов, реже порфиритов, кварцево-порфировых туфов, очень редко — известняков и мраморов. Цемент в конгломератах — глинисто-железистый; размер гальки различен, но не превышает величины куриного яйца. Конгломераты покрыты характерным железисто-марганцевыми выцветами, дающими так наз. «загар пустыни».

Песчаники, залегающие непосредственно выше конгломератов и частично с ними переслаивающиеся, обычно ржаво-серого цвета, реже серо-голубого, иногда в значительной степени пиритизированы и обладают характерной конкреционно-охристой окраской, создающей видимость скорлуповатой отдельности. Цемент песчаников преимущественно известковисто-каолиновый, реже известковисто-кремнистый. Песчаники содержат редкую мелкую гальку, кремний известняков и т. п.

Мощность всей пачки описываемых пород 40—45 м, причем на конгломератовые слои приходится $^3/_4$ приведенной мощности.

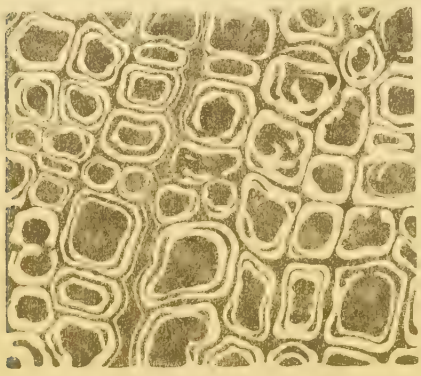
Собранная древесина была обнаружена в линзочке песчаников (размеры $l = 45$ м, $h = 0.25$ м), заключенной в конгломератах, и расположена параллельно напластованию. Как автором сбора, так и всеми предшествующими ему исследователями заключающие древесину слои отнесены к юре. Однако после

[1] Описание принадлежит А. Д. Миклуха-Маклаю.

осмотра ближайших выходов из Ленгерского и Кельте-Машатского месторождений бурых углей автор сбора уточнил возраст конгломератовых слоев, снизив его до нижней юры (лейас) на основании того, что как на Ленгере, так и в Кельте-Машате литологически абсолютно-идентичные базальные слои покрываются песчаниками, содержащими в верхних горизонтах флору: *Podozamites lanceolatus, Equisetites* sp. (cf. *ferganensis*) *Czekanowskia* sp., *Pityophyllum* sp. (cf. *longifolium*) — на Ленгере.

На месторождении Кельте-Машат над конгломератами лежат слои с флорой: *Phoenicopsis* sp. cf. *angustifolia* Kr., *Pityophyllum Nordenskiöldii* Hr.

Помимо этого, литологическое сходство базальных слоев (конгломератов) Ленгерского месторождения и Кельте-Машата с конгломератами Угама настолько разительно, что подобная параллелизация не вызывает никаких сомнений, тем более, что помимо ржаво-серой окраски, свойственной лишь низам юрских отложений этих мест, все эти конгломераты обладают глинисто-железистым цемен-



Фиг. 7. *Homoxylon ugamicum* Jarm. Поперечный разрез у границы конца прироста. Увелич. около 30 раз.

Фиг. 8. *Homoxylon ugamicum* Jarm. Лучи в тангентальном сечении. Увелич. около 30 раз.

том, в то время как весь вышележащий Mz—Kz имеет цемент преимущественно известняково-глинистый и известняковый.

Приведенных данных вполне достаточно для идентификации базальных конгломератов юры месторождений Кельте-Машат, Ленгер и урочища Джур-Джурек на Угаме.

Внешний вид древесин. Имеется два крупных и четыре мелких обломка. Наибольшая длина по волокну 4—5 см, наибольший радиальный диаметр (по направлению лучей) 5 см, ширина образцов 2—2.5 см. Древесина минерализована солями железа, буро-ржавого цвета, местами пиритизирована. Формы обломков — вычурные, не позволяющие судить о характере стволиков, от которых они отделены. Следов смятия или деформации обломки не несут.

Описание микроскопического строения древесины. Вторичная древесина с более или менее правильными камбиальными рядами, четко выраженными в ранней древесине и несколько нарушающимися у границы колец прироста. Кольца прироста более или менее отчетливые, 1.3—1.7 мм толщины, с необычайно узкой зоной поздней древесины, составленной из 3—5 рядов поздних трахеид и занимающей всего 0.081 мм по радиальному направлению. Граница колец прироста неровная, определяющаяся разницей в радиальных диаметрах полости трахеид, у ранних трахеид достигающих 25—35 μ, а у поздних — не свыше 7—10 μ. Ранние и поздние трахеиды двух колец прироста не разделены резко, а частично перемешиваются одни с другими (фиг. 7). У границы колец прироста имеются следы каких-то неясных образований, вроде укрупненных межклетников, но сохранность древесины не позво-

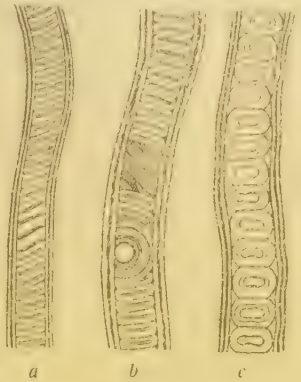
ляет судить об их настоящей природе. Возможно, что это или посмертные разрушения или результаты деятельности разрушающих древесину грибных организмов.

Древесная паренхима не обнаружена.

Лучи 1—3-рядные, высокие, иногда до 30 клеток в высоту (фиг. 8). Поры лучевых клеток из-за сохранности неразличимы, поля пересечения квадратные (фиг. 9).

Трахеиды с окаймленными порами и по радиальным и по тангентальным стенкам. Поры преимущественно лестничного типа чаще плоские (фиг. 10, *a*), но иногда и сплюснуто-эллиптические (фиг. 10, *c*), последние с довольно большим устьем. Нахождение плоских лестничных пор и по радиальным и по тангентальным стенкам, а также и их некоторая скошенность заставляют предполагать, что отдельные трахеиды были спиральные или кольчатые, но прямых доказательств этому микроскопическое исследование не дает.

Фиг. 9. *Homoxylon ugamicum* Jarm. Схема луча в радиальном сечении. Увелич. около 30 раз.



Фиг. 10. *Homoxylon ugamicum* Jarm. Поры трахеид на радиальном сечении. Увелич. около 30 раз.

На продольных шлифах замечается картина, несколько затрудняющая правильное понимание микроскопического строения скульптуры стенок трахеид. Местами можно заметить (фиг. 10, *b*) концентрические вписанные кружки. Эти круги далее переходят в параллельные полосы, несколько изогнутые. Повидимому, мы здесь имеем дело с местами проникновения минеральных растворов в трахеиду. Процессы замещения органических веществ минеральными, должно быть, протекают в коллоидных растворах. В этом случае эти концентрические круги представляют собою характерные для коллоидов кольца Лизеганга, но в микроскопическом виде (см. Liesegang, 1913).

Определение древесины. Основные признаки данной древесины, а именно вторичная древесина с одно-, трехрядными лучами и трахеидами с лестничными порами, позволяет отнести ее к роду *Homoxylon* Schni. Исследование показало ряд существенных отличий, не позволяющих отождествить описываемую форму ни с типовым видом рода *Homoxylon rajmahalense* Schni из Индии, ни с вышеописанным видом *H. uralense* Jarm. с восточного склона Урала, но она должна быть описана как новый вид *H. ugamicum* sp. n. Сравнение этих трех видов ископаемых древесин приводим в следующей таблице.

H. rajmahalense Sahni	*H. uralense* Jarm.	*H. ugamicum* sp. nova
Кольца прироста ясные. Ранняя древесина более чем в три раза уже поздней.	Колец прироста нет. —	Кольца прироста ясные. Ранняя древесина более чем в десять раз шире поздней.
Трахеиды с диаметром, более или менее равномерно уменьшающимся при переходе от ранней к поздней части кольца прироста.	Трахеиды разного диаметра без особого порядка расположены в древесине.	Трахеиды с диаметром, резко уменьшающимся в поздней древесине.
Древесная паренхима есть, рассеянная.	Древесная паренхима есть, рассеянная.	Древесной паренхимы нет.
Лучи 1—3-рядные.	Лучи 1—3-рядные.	Лучи 1—3-рядные.
Лучевые поры на поле пересечения мелкие, по 2—7, до 8 μ диаметром.	Лучевые поры на поле пересечения у краевых клеток крупные, на 10—18 μ диаметром, у внутренних по 2—6 до 8 μ диаметром.	Детали строения луча неразличимы вследствие плохой сохранности.
Поры в трахеидах только по радиальным стенкам.	Поры в трахеидах и по радиальным и по тангентальным стенкам.	Поры в трахеидах и по радиальным и по тангентальным стенкам.
Поры в трахеидах ячеистого, переходного и лестничного типа.	Поры в трахеидах ячеистого, переходного и лестничного типа.	Поры в трахеидах преимущественно лестничного типа, иногда сплюснуто-эллиптической формы.

Из сравнения видно, что наличие колец прироста отличает *H. ugamicum* от *H. uralense*, а отсутствие древесной паренхимы и крайнее своеобразие пор трахеид отличает *H. ugamicum* и от *H. uralense* и *H. rajmahalense*. Признаки всех трех видов причудливо комбинируются, не позволяя сближать отдельные виды между собой. Единственным существенным отличием *H. uralense* от двух других является резкая гетеродиаметричность трахеид, тогда как у *H. rajmahalense* и *H. ugamicum* этого признака сравнительно высокой специализации не замечается. Но два последние вида имеют кольца прироста, признак сравнительно высокой степени развития, который у *H. uralense* отсутствует. Сравнивая эти виды, можно притти к выводу, что специализация среди *Homoxylon* протекала различными путями, но точного критерия степени этой специализации все же не имеется. Существенной чертой *H. ugamicum* является отсутствие древесной паренхимы, клеток которой ни на поперечных, ни на продольных срезах мы не обнаружили. Этот признак, а также преимущественно лестничный тип пор в трахеидах и отсутствие ячеисто расположенных пор у *H. ugamicum*, может быть, говорят за его несколько бо́льшую примитивность, за его анцестральность по отношению к обоим остальным видам рода.

3. Значение находок видов рода *Homoxylon*

Систематическое положение рода. Название *Homoxylon* предложено Sahni (1932) для ископаемых древесин, имеющих большое сходство с ныне живущими, лишенными сосудов, представителями порядка *Magnoliales* (сем. *Magnoliaceae* в самом широком смысле слова). Этот род представляет собой формальную категорию — organ genus, т. е. род, установленный для обозначения отдельных частей растений, относящихся к одной морфологической категории, к одному органу (см. Jongmans, Halle, Gothan, 1935). С этой, и только с этой, точки зрения он и должен рассматриваться. И пока соответствующими находками не будет установлена прямая связь этого органа с другими органами можно судить о систематическом положении только условно, не придавая своим суждениям окончательного значения.

Sahni не дал отдельного родового диагноза, ограничившись общим описанием (descriptio generico-specifica), только сравнивая свою находку с отдельными ископаемыми и ныне живущими растениями. Отсюда следует некоторая неопре-

деленность в границах рода, которая, после описания нами двух новых видов, легко может быть исправлена путем составления диагноза рода.

Sahni, а за ним в сводном очерке и Gupta (1934) опираются в описании главным образом на строение отдельных элементов, на особенность лучей и трахеид, придавая несколько второстепенное значение общему плану расположения этих элементов. Между тем это взаиморасположение элементов играет очень большую роль и ему должно быть уделено особое внимание.

Из основных систематических групп современных и ископаемых растений род *Homoxylon* сближается по строению элементов с порядком *Magnoliales* и порядком *Bennettitales*. Этому вопросу посвящено довольно большое число работ, из которых особо следует выделить ценную, но спорную по своим выводам статью Gupta (1934). Критике некоторых работ, не вошедших в сводку Gupta, а в частности и самой сводке посвятил небольшую заметку Wieland (1934). Во всех этих работах находки *Homoxylon* ставятся в непосредственное соприкосновение с вопросом о происхождении покрытосеменных цветковых растений. Естественно, что такого рода постановка вопроса вызывает необходимость сугубой осторожности, чтобы с научного понимания фактического материала не спуститься на скользкую почву теоретических спекуляций.

В порядке *Magnoliales* большое сходство с ископаемыми *Homoxyla* обнаруживает ряд родов, во вторичной древесине которых не встречается настоящих сосудов, а проводящие элементы представлены трахеидами. Эти роды относятся к семействам *Trochodendraceae* (*Trochodendron* и *Tetracentron*) и *Winteraceae* (*Drimys*, *Zygogynum*), не представляя, таким образом, единой таксономической группы, так как в некоторых семействах встречаются роды как лишенные сосудов, так и имеющие таковые. Роды *Drimys*, *Trochodendron*, *Tetracentron* и *Zygogynum* в анатомической литературе принято обозначать сборным названием «гомоксилярных» [1] покрытосеменных. Это обычно древесные растения с ясно развитым главным стволом, составленным в подавляющей массе из вторичной древесины. Такая древесина имеет или не имеет колец прироста, но всегда характеризуется 1—3-рядными лучами и наличием в трахеидах переходных к лестничному и лестничных типов пор. У некоторых групп, как *Magnolia* или *Liriodendron*, где уже, на ряду с трахеидами, имеются настоящие сосуды, трахеиды часто сохраняют лестничные поры.

Подобно гомоксилярным покрытосеменным вторичную древесину с лестничными порами трахеид имеют и мезозойские саговники — *Bennettitales*.[2] Однако у беннеттитов вторичная древесина ствола является только частичным незначительным слагаемым. Слой вторичной древесины у них обычно бывает толщиной по радиусу около 2.5—3.0 см, при диаметре сердцевины в 16 см и более. В отдельных случаях у основания ствола слой вторичной древесины достигает толщины 8 см (Wieland, 1906, 1934a), но больших цифр в литературе нами не встречено. Отсюда вторичная древесина беннеттитов должна встречаться в ископаемом состоянии или мощными обломками с флоэмной частью и сердцевиной, или в виде стволов, как это бывает в большинстве случаев, или, наконец (но таких случаев в практике неизвестно), в виде пластин вторичной древесины толщиной в 2—3 см, изредка же до 8—10 см, в процессе фоссилизации мацерированных естественными путями и освобожденных от флоэмы и сердцевины.

Из данного сопоставления явствует, что критерием систематического положения рода *Homoxylon* является не только лестничное расположение пор в трахеидах или отсутствие настоящих сосудов, но и общая картина строения древесины. Образец, по которому описан *H. rajmahalense*, имеет 14 × 7 × 8 см, и, очевидно, являлся частью крупного ствола без следов сердцевины и флоэмы.

---

[1] В отечественной литературе нам неизвестно хорошего перевода этого термина и, не желая загромождать язык неудобопроизносимыми словами вроде «сходнодревесный», или «равнодревесный», мы сохраняем термин греческого происхождения.

[2] Современные саговники — *Cycadaceae* имеют трахеиды с яченосрасположенными окаймленными порами, подобно *Cordaitales* и *Araucariaceae*.

H. uralense мы описываем по ряду обломков довольно крупного (судя по сучку в 4 см диаметром) ствола, также без следов сердцевины и флоэмы. Наконец, *H. ugamicum* дает ряд обломков при наименьшем радиальном диаметре 5 см. Находки разобщены географически и стратиграфически, находятся в разных формах фоссилизации, но во всех случаях нет следов сердцевины и флоэмы, характерных для беннеттитов. Все эти обломки показывают свою принадлежность к крупным, образованным вторичной древесиной, стволам типа *Magnoliales*, но не тонким пластинам вторичной древесины *Bennettitales*. *Homoxylon rajmahalense* дает минимальный радиус части вторичной древесины в 7 см, *H. uralense* — в 6 см, *H. ugamicum* — в 5 см, т. е. цифры, получаемые на обломочном материале, вдвое превосходят радиальную мощность вторичной древесины, наиболее частую у *Bennettitales*, но находятся и в пределах известного для беннеттитов максимума этой мощности (8 см).

Мы обращаем особое внимание на эту сторону вопроса, так как некоторые детали строения отдельных слагаемых древесины, ширина лучей, поры трахеид могут в различных ископаемых растениях довольно сильно изменяться, и для решения вопроса о систематическом положении рода *Homoxylon* общий план строения ствола с характерными радиальными мощностями вторичной древесины может иметь большое значение.

Такое же значение может иметь отмеченное у *H. uralense* наличие ответвления. От главного стволика, в диаметре ниже разветвления не менее 10 см, идет в сторону небольшой сучок, диаметр которого около 4 см. Рядом с этим сучком отходят на разных уровнях еще два более мелких сучка. Такое ветвление совершенно не напоминает ложную дихотомию *Bennettitales* и, наоборот, очень характерно для покрытосемянных.

Таким образом, на ряду с микроскопическим строением, и мощное развитие вторичной древесины, составляющей основную массу древесины ствола, и ветвление более говорят за близость рода *Homoxylon* именно к первичным покрытосемянным типа *Magnoliales*. Но этот вывод должен быть еще уточнен новыми находками, с одной стороны, а с другой — должен приниматься с оговоркой, что речь идет только о стволах, листва и органы размножения коих неизвестны.

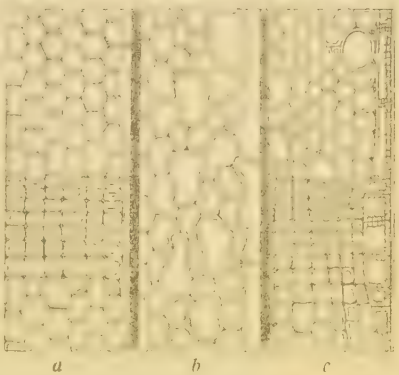
Стратиграфическое положение рода. Установив большую близость строения *Homoxylon* к древесинам *Magnoliales*, перейдем теперь к хронологической датировке всех этих находок. Эта датировка сохраняет свое значение даже в том случае, если бы была доказана принадлежность рода *Homoxylon* к беннеттитам или какой-либо иной группе, так как датируется появление новой формы строения тела растения, ныне характерной для гомоксилярных покрытосемянных *Magnoliales*.

Типовой вид *Homoxylon rajmahalense* Sahni описан по образцу из неизвестного местонахождения, но из отложений Rajmahal Hills в Индии. В первоописании Sahni (1932) считает возраст отложений Rajmahal series юрским, оговариваясь, что другая, содержащая растительные остатки, свита в горах Rajmahal (так называемая Dubrajpur series) будет более древнего возраста, так как Rajmahal series перекрывает Dubrajpur series с несогласием. Отсюда вытекает возможность скорее понижения возраста *H. rajmahalense*, чем его повышение. В более поздней сводной работе Sahni (1938) называет флоры Rajmahal series верхнегондванскими, подтверждая их юрский возраст. Здесь же Sahni приводит взгляды Feistmantel, считавшего эти флоры лейасовыми, Halle, находившего их среднеюрскими, и Du Toit, допускавшего возможность отнесения их к рэту или даже кейперу. Особенно оспариваются взгляды S. F. Spath, отнесшего верхнегондванские отложения к нижнему мелу. Мы полагаем, что взгляды Sahni, крупного знатока ископаемой флоры Индии, на флору Rajmahal, как на юрскую, могут оспариваться только на основании больших конкретных материалов, а для настоящего времени нет возражений против юрского возраста *H. rajmahalense*.

H. uralense Jarm. можно с довольно большой степенью достоверности считать апт-альбским, с возможностью некоторого понижения его, но не повышения.

Возраст *H. uganicum* Jarm., на основании изложенных ранее соображений, мы склонны считать лейасовым, т. е. находящимся на рубеже триаса и юры. По аналогии с *H. rajmahalense* этот возраст вполне вероятен. Особо ценными являются точное местонахождение остатков *H. uralense* и их нахождение в базальных конгломератах. Эту находку можно считать уже не только датированной.

Филогенетическое значение рода. Нами уже было установлено, что род *Homoxylon* объединяет ископаемые остатки стеблей, строение которых в общем плане и во вторичной древесине сходно со строением стебля (ствола) гомоксилярных покрытосеменных, а в микроскопических деталях строения вторичной древесины — с таковой же у *Bennettitales*. Но род *Homoxylon* установлен для одного органа-стебля, это — формальная категория (organ genus), и она до нахождения листьев и органов размножения мало говорит о точном систематическом положении организма, которому принадлежали эти стебли.



a *b* *c*

Фиг. 11. *a* — *Pinus excelsa*. Граница колец прироста; *b* — *Homoxylon uralense*; *c* — *Magnolia tripetata*. Граница колец прироста. Схематизировано.

Но все же мы имеем основание допускать, что уже от нижней юры и до нижнего мела включительно существовали растения, стебель которых обладал сочетанием особенностей, свойственных только современным гомоксилярным *Magnoliales*. Хотя мы и не знаем их листьев и органов плодоношения, но эти растения, видимо, уже обладали сочетанием признаков современных покрытосеменных. Вряд ли только покрытосеменность является единственным критерием *Angiospermae*, или наличие цветка — единственным условием отнесения растения к *Anthophyta*. Это — важное обстоятельство, но далеко не единственное условие, исключающее необходимость учета всех других признаков. Классификация растений по крупным группам учитывает сложные сочетания различных деталей строения. У резеды, как известно, семяпочки не совсем закрыты, однако она относится к покрытосеменным. Отсюда и *Homoxylon*, обладающий рядом черт, присущих покрытосеменным, и даже характеризующийся этими чертами, может рассматриваться или как относящийся (условно) к покрытосеменным, или к их предкам или предшественникам, находящимся на пути к выработке всех черт строения современных покрытосеменных.

Проблема происхождения покрытосеменных сложна и теряется глубоко в прошлом. Исследования над *Homoxylon* дают хронологические и сравнительно-анатомические вехи, помогающие ориентироваться в этих глубинах веков, дающие возможность найти реальные пути для подхода к решению этой большой проблемы.

О строении трахеид. Необычайно своеобразное строение рода *Homoxylon*, его близость к первичным покрытосеменным или их предкам и очевидная относительная древность даты его существования, — все это заставляет обратить особенное внимание на некоторые черты сложения отдельных анатомических элементов. За последние годы сравнительно-анатомические исследования англо-американских ученых далеко продвинули вперед наши знания о вторичной древесине. Имеются специальные исследования по филогенезу сосудов (Frost, 1930, 1930a, 1931), лучей (Kribs, 1935), а также попытки подойти к филогенезу порядков и семейств (Tippo, 1938).

Мы хотели коротко остановиться, поскольку это позволяет проработанный материал, на взаимоотношении трахеид и сосудов. Frost (1931) указывает шесть признаков отличий между трахеидами и сосудом и степени специализации сосуда.

Среди них занимает второе место размер поперечного сечения. На фиг. 11 мы приводим слева (*a*) часть поперечного разреза древесины хвойного, а справа — поперечный разрез вторичной древесины магнолии (*c*). Последний показывает резкую разницу в диаметрах сосудов и окружающих их трахеид. *Homoxylon rajmahalense* и *H. ugamicum* имеют нормальные кольца прироста, и трахеиды ранней части постепенно или быстро уменьшаются в диаметре при переходе от ранней к поздней древесине внутри кольца прироста, подобно картине, данной на фиг. 11, *a*. Но *H. uralense* дает картину, показанную на фиг. 11, *b*, когда при отсутствии колец прироста трахеиды разного диаметра расположены вперемешку. На продольных срезах можно видеть, что у наиболее крупных трахеид середина занята окаймленными порами ячеистого типа, как на фиг. 6, *f*, тогда как концы трахеид часто заняты лестничными порами, как это дано на фиг. 6, *d*. Формальным критерием настоящего членика сосуда является наличие перфорационной пластинки, обычно расположенной по обоим концам членика сосуда. У *H. ugamicum* настоящей перфорационной пластинки нет, но приуроченность лестничных пор к концам клеток, обладающих и наибольшим диаметром, заставляет видеть в этих клетках интересную форму проводящего элемента. Это — крайне высоко специализированная форма трахеиды, имеющая бо́льший, чем основная масса трахеид, диаметр и зачаточную форму перфорационной пластинки. В некоторых местах мы находили лестничные поры на концах таких трахеид, лишенные мембраны и казавшиеся сквозным отверстием, но есть ли это природная черта строения этих клеток, или эти отверстия произошли от растрескивания в процессе фоссилизации, нам установить не удалось.

4. Общие выводы

1. Ископаемая древесина, найденная на восточном склоне Урала, в Троицко-Байновском месторождении огнеупорных глин, апт-альбского возраста, оказалась новым видом рода *Homoxylon*, описываемым как *H. uralense* Jarm.

2. Ископаемая древесина из сая Бахмал в западном Тянь-шане из лейасовых базальных конгломератов оказалась новым видом рода *Homoxylon*, описываемым как *H. ugamicum* Jarm.

3. Род *Homoxylon* является формальным родом (organ genus), охватывающим ископаемые древесины типа вторичной с отсутствующими или наличными кольцами прироста и иногда с древесной паренхимой; лучи 1—3-рядные; трахеиды с лестничными или переходными к лестничным типами окаймленных пор.

4. Из всех растительных групп род *Homoxylon* наиболее близок к гомоксилярным *Magnoliales*, обнаруживая одновременно известное сходство и с *Bennettitales*.

5. Имеются основания утверждать, что с нижней юры существовала группа растений, обладавшая сочетанием признаков стебля, свойственным современным гомоксилярным *Magnoliales*. До находок, в связи со стволами типа *Homoxylon*, листьев и органов плодоношения категорическое отнесение рода *Homoxylon* к покрытосемянным невозможно.

В заключение считаю необходимым поблагодарить Ф. Х. Бергера за доставленный материал, А. Д. Миклуха-Маклая за интересный материал и участие в данной работе. Особо следует отметить помощь анатома-художника Н. В. Атуриной, в процессе изготовления рисунков оказавшей мне ценное содействие в анализе материала.

Summary

The paper contains the description of two fossil woods from the Mesozoic of the USSR. The first wood found by F. C. Berger on the eastern slope of the Ural Mts near the station Bogdanowicz, in the Troizk-Bainy bed of fireclays of Aptian-Albian age, proved a new species of the genus Homoxylon Sahni and is described by the author as H. uralense Jarm. The second wood was found by A. D. Mikloukho-Maklay in the Liassic basal conglomerates of the Bakhmal gorge in Western Tian-Shan and represents a new species of the same genus, described as H. ugamicum Jarm.

The genus Homoxylon is an organ-genus which embraces the fossil woods belonging to the type of secondary woods with growth rings present or none, sometimes with wood parenchyma, with rays one to three seriate, with tracheids bearing scalariform or transitional to scalariform pitting. Out of the whole number of vegetable groups the genus is the most closely related to the Homoxylon Angiosperms (especially Magnoliales), showing at the same time a certain similarity as well with Bennettitales. There are good reasons to maintain that since the Lower Jurassic there existed a group of plants possessing stems which combine the characters peculiar to the recent Homoxylous Magnoliales. However, until the discovery of leaves and organs of fructification in right connection with the stems of the Homoxylon it is impossible to definitely classify this genus among the true Angiosperms.

Comparative table

of the characters of the three species of the genus Homoxylon Sahni

H. rajmahalense Sahni.	*H. ugamicum* Jarm.	*H. uralense* Jarm.
Growth rings present	Growth rings present	Growth rings absent
Tracheids on the transverse section gradually regularly heterodiametric	Tracheids on the transverse section gradually regularly heterodiametric	Tracheids on the transverse section irregularly heterodiametric
The late wood is about three times as broad as the early wood	The early wood is more than ten times as broad as the late one.	—
Wood parenchyma present, diffuse	Wood parenchyma absent	Wood parenchyma present, diffuse
Rays one to three seriate	Rays one to three seriate	Rays one to three seriate
Ray pits on the crossfield, minute (up to 8 μ) 2—7 in number	—	Ray pits on the crossfield, on the marginal cells large (10—18 μ), in inner cells 2—6 minute (up to 8 μ)
Tracheidal pits only on the radial walls	Tracheidal pits on the radial and tangential walls	Tracheidal pits on the radial walls, and sometimes on the tangential walls
Tracheidal pitting multiseriate alternate, transitional to and true scalariform type	Tracheidal pitting uniseriate flattened and scalariform	Tracheidal pitting, uniseriate, multiseriate alternate, transitional to and true scalariform type
India	Tian-Shan Mts	Ural Mts
Jurassic	Lower Jurassic	Lower Cretaceous

ЛИТЕРАТУРА

Frost F. H. Specialisation in secondary xylem of dicotyledons I—III, Bot. Gaz., 89 (1930); 90 (1930), 91 (1931). — Gurta K. M. Anatomy and Theoretical Significance of Homoxylous Angiosperms. Journ. Ind. Bot. Soc., 13, 1 (1934).[1] — Jongmans W., Halle T. G., Cotham W. Proposed Additions to the Intern. Rules of Bot. Nomenclature. Heerlen (1935). — Kribs D. A. Salient lines of structural specialisations in the wood rays of dicotyledons. Bot. Gaz., 96 (1935). — Lemesle R. De l'ancienneté de caractères anatomiques des Magnoliacées. Rev. Gen. Bot., 45 (1933). — Liesegang R. E. Geologische Diffusionen. Dresden und Leipzig (1913). — Sahni B. *Homoxylon rajmahalense* gen. et sp. nov., a fossil angiospermous wood devoid of vessels, from the Rajmahal Hills, Behar. Mem. Geol. Surv. India, Palaeont. Indica, N. S., 20, 2 (1932). — Sahni B. Recent Advances in Indian Palaeobotany. Lucknow Univ. Stud., 2 (1938). — Tippo O. Comparative Anatomy of the Moraceae and their Presumed Allies. Bot. Gaz., 100, 1 (1938).[2] — Wieland G. R. American Fossil Cycads 1. Publ. Carn. Inst., 34 (1906). — Wieland G. R. Wood Anatomy and Angiosperm origin. Trop. Woods, 39 (1934). — Wieland G. R. Fossil Cycads with special Reference to Raumeria Reichenbachiana Goepp. sp. etc. Palaeontogr., 79, Bd. 6 (1934a).

[1] Хорошая сводка литературы по гомоксилярным древесинам современным и ископаемым.

[2] Сведена основная литература по филогенетическому значению признаков вторичной древесины.

ВСЕСОЮЗНАЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ ВЫСТАВКА 1939 г.

В. П. Савич

(Ботанический институт Академии Наук СССР)

Сельскохозяйственная выставка 1939 г. является триумфом Ленинско-Сталинской теории и Сталинского руководства по социалистическому переустройству сельского хозяйства; она является триумфом большевистской Партии, воплотившей в жизнь указания своих гениальных вождей. В «Истории Партии» (краткий курс) изложены руководящие положения Ленина и Сталина, легшие в основу политики переделки сельского хозяйства на социалистических началах. Ленин говорил: «Мелким хозяйством из нужды не выйти» (Соч., т. XXIV, стр. 540) «Если мы будем сидеть по-старому в мелких хозяйствах, хотя и вольными гражданами на вольной земле, нам все равно грозит неминуемая гибель» (Соч., т. XX, стр. 417), «Если крестьянское хозяйство может развиваться дальше, необходимо прочно обеспечить и дальнейший переход, а дальнейший переход неминуемо состоит в том, чтобы наименее выгодное и наиболее отсталое, мелкое, обособленное крестьянское хозяйство, постепенно объединяясь, сорганизовало общественное, крупное земледельческое хозяйство» (Соч., т. XXVI, стр. 299) и др. На XV съезде ВКП(б) товарищ Сталин наметил выход для отсталого в то время мелкого хозяйства нашей страны: «Выход в переходе мелких и распыленных крестьянских хозяйств на крупные и объединенные хозяйства на основе общественной обработки земли, в переходе на коллективную обработку земли на базе новой, высшей техники». Постановления XV съезда ВКП(б), план расширения и укрепления сети колхозов и совхозов и четкие указания Партии о способах борьбы за коллективизацию сельского хозяйства были претворены в жизнь.

Скульптура — т. Сталин и павильон механизации.

Фото В. П. Савича.

С тех пор прошло около 10 лет. Закончены досрочно две Сталинские пятилетки развития всего народного хозяйства, в разгаре выполнение третьей пятилетки. . . и открывшаяся 1 августа 1939 г. Всесоюзная сельскохозяйственная выставка знакомит нас с достижением крупнейшего в мире социалистического сельского хозяйства. Только при социалистическом строе, при участии миллионных масс социалистических тружеников города и деревни, при широкой, поощряемой сверху инициативе самих масс многомиллионного и многонационального, но единого советского народа, стали возможными достижения, которые так полно показывает эта великолепная, наполняющая гордостью сердце советского патриота сельскохозяйственная выставка.

Надо иметь в виду обстоятельство, подчеркнутое в речи В. М. Молотова, что право участия на выставке надо было завоевать определенными, научно

обоснованными показателями, которые были разработаны Главным комитетом Всесоюзной сельскохозяйственной выставки 16 февраля 1939 г. и утверждены Советом Народных Комиссаров Союза ССР. Эти показатели не только давали возможность отобрать участников выставки — достижение их вело к дальнейшему подъему сельского хозяйства страны, и в постановлении СНК СССР и ЦК ВКП(б) «О Всесоюзной сельскохозяйственной выставке» от 17 февраля 1939 г. об этом прямо указано: «Совет Народных Комиссаров Союза ССР и Центральный Комитет ВКП(б) обращает внимание всех колхозников, работников совхозов, организаторов и специалистов сельского хозяйства, всех партийных, советских и земельных органов на то, что при достижении всей массой колхозов и совхозов уровня показателей по урожайности культур и по продуктивности животноводства, установленных для участия на Всесоюзной сельскохозяйственной выставке, будет обеспечено не только выполнение, но и перевыполнение третьего пятилетнего плана по сельскому хозяйству» (О Всес. с.-хоз. выставке. Огиз — Сельхозизд., 1939, стр. 19).

Скульптура т. Киров у входа в павильон Ленинградской области. Фото В. П. Савича.

Таким образом наша Сельскохозяйственная выставка не только показывает нам достижения социалистического земледелия и обслуживающей его техники, но и способствует более быстрому росту этих достижений, новому мощному подъему качественного порядка. И это — понятно. Выставка 1939 г. представляет для многомиллионной массы посетителей, в большинстве колхозников и других сельскохозяйственных работников, своего рода колхозный университет. На ней показаны достижения сельскохозяйственного порядка — колхозов, совхозов, МТС, разного рода ферм, селекционных и опытных станций, научно-исследовательских учреждений, отдельных звеньев, бригад и отдельных передовиков сельского хозяйства самых разнообразных специальностей — от непосредственных работников растениеводства и животноводства до механизаторов и обслуживающих механизацию сельского хозяйства работников. Через показ достижений идет грандиозный обмен опытом многочисленных краев и областей нашей необъятной страны.

Выставка 1940 года, несомненно, покажет значительные новые достижения, так как право участия на ней будет завоевано, кроме показателей 1937—1938 гг., еще и показателями, достигнутыми в 1939 г.

На выставке представлены 15 059 колхозов, 795 совхозов, 268 машинно-тракторных станций, 11 004 фермы и 363 научно-исследовательских учреждения. Всего на выставке 183 690 участников, в том числе 155 821 передовик сельского хозяйства и сельскохозяйственной науки, многие из которых являются депутатами Верховного Совета СССР или Верховных Советов союзных республик, многие награждены орденами или медалями или отмечены другим образом, многие имена широко известны трудящимся всего Союза и даже за его пределами, напр. Мария Демченко, М. Ефремов, Константин Борин, братья Осыкины, Б. Костенко, В. Моляков, И. Рахматов, П. Ангелина, В. Вильямс, Т. Лысенко, Н. Цицин и мн. др.

Широко и живописно раскинулась Сельскохозяйственная выставка на 136 га. Каждый павильон является художественным сооружением, достойным советского зодчества; его архитектура соответствует содержанию и сохраняет национальный колорит каждой республики и области. Вводным к показу достижений отдельных республик, краев и их отдельных строителей социализма

является Главный павильон, или иначе—павильон СССР. Он показывает, что победа социализма в нашем Союзе не явилась сама собой, а завоевана в жестокой борьбе и с врагами трудящихся и с собственной отсталостью, завоевана самоотверженным трудом широких миллионных масс рабочих, колхозников и трудовой интеллигенции. Победы в области сельского хозяйства достигнуты не ощупью, они имеют под собой передовую научную основу и являются великолепным практическим подтверждением передовой с.-хозяйственной науки, основанной на учении Дарвина и его великих продолжателей — наших соотечественников: Тимирязева, Мичурина, Лысенко, на учении о почве академика-орденоносца В. Р. Вильямса и на его теории травопольной системы земледелия. Кроме имен академиков Д. Н. Прянишникова, Н. И. Вавилова и других крупных ученых-сельскохозяйственников, обращают

Скульптура перед входом на выставку.
Фото В. П. Савича.

Павильон СССР.
Фото В. П. Савича.

на себя внимание имена молодых ученых, смелых новаторов, продолжателей дела Дарвина — Тимирязева — Мичурина, широко известные в нашей стране и далеко за ее пределами: академик-орденоносец Т. Д. Лысенко, академик орденоносец Н. П. Цицин, агроном А. И. Державин, ученик Мичурина С. Ф. Черненко и др. Много сделано для полярного земледелия академиком И. Г. Эйхфельдом.

На выставке имеются портреты научных работников Ботанического института Академии Наук СССР — проф. И. В. Ларина, известного своими работами по изучению естественных кормовых ресурсов в Казахстане, и молодого ученого Л. Е. Родина, впервые давшего ботаническое описание отечественного каучуконоса кок-сагыза.

Ботанический институт Академии Наук СССР также имел высокую честь принять участие в ВСХВ: им выставлена в зале науки Главного павильона большая рельефная карта растительности СССР и опубликована специальная брошюра с пояснительным текстом к этой карте.

Но сельскохозяйственная наука в нашей стране двигается вперед не только дипломированными и широко известными учеными-профессионалами. Постепенно в опытников и в опытников-новаторов превращаются рядовые колхозники, творящие научный эксперимент на своих полях и в своих хатах-лабораториях. При беглом осмотре нам запомнился показ такой хаты-лаборатории колхоза

«МТС», Регарского района, Таджикской ССР, [illegible]
Хаджиматов Шакирджон за исследованием хлопковых семян.

Павильон Грузинской ССР.

Фото В. П. Савича.

Павильон Узбекской ССР.

Фото В. П. Савича.

Реконструкция сельского хозяйства совершенно переменила облик деревни, ее быт и культуру: какой жалкой, беспросветной и несравнимой выглядит [illegible]

Все грандиозные достижения 170-миллионного великого народа за время двух Сталинских пятилеток, которые им достигнуты под гениальным руководством ВКП(б) и ее, дорогого нам, вождя товарища И. В. Сталина, зафиксированы на века в Сталинской Конституции. Эта Конституция, являющаяся «единственной в мире до конца демократической Конституцией» (Сталин), художественно и доходчиво показана в Главном павильоне. Завоевания социализма надо охранять от акул мирового империализма, от мировой буржуазии. Выставка показывает нам Сталинскую и Ворошиловскую заботу об обороне и мощь советской Красной Армии и Красного военно-морского флота и входящих в них сил воздушного флота.

Скульптура — Мичурин на мичуринском участке.

Фото В. П. Савича.

РСФСР с ее 17 автономными республиками и 6 автономными областями занимает 11 павильонов. Великолепен павильон «Ленинград и северо-восток РСФСР»; у входа — памятник незабвенному пламенному трибуну С. М. Кирову, а внутри вы наглядно убеждаетесь, что большевики превратили потребляющие в сельскохозяйственном отношении районы севера в производящие. Богатство видно в павильоне Украинской ССР: зерно, скот, овощи, свекла, фрукты, лен, шерсть и т. д. и даже хлопок, шелк. . . Павильон Белорусской ССР украшен скульптурой пограничника и колхозницы, указывающей ему замеченный ею

Стелющиеся яблоки мичуринского сорта из Западной Сибири.

Фото В. П. Савича.

непорядок на границе; это—символ, указывающий, что границу охраняет сам белорусский народ, и недаром представителем Белоруссии в Верховный Совет СССР является маршал Климент Ефремович Ворошилов, железный Сталинский нарком обороны. Внутри — лен, много льна, чудный картофель, прекрасное животноводство. Солнечный, ажурный павильон Грузинской ССР. Грузия — родина великого вождя трудового человечества И. В. Сталина. Специфика Грузии — тропические и субстропические культуры: мандарины, лимоны, апельсины, памплемусы, чай, эвкалипты, тунг и даже хина и др. Павильон Азербайджанской ССР знакомит нас со страной «черного золота» и с колыбелью пролетарской революции на Востоке, где выковывался будущий гениальный вождь мирового

Павильон «Садоводство».

Фото Л. Погосткова

пролетариата. Специфика — нефть. Развиваются новые культуры: хлопок, рис и субтропические культуры. Многострадальный армянский народ нашел возможность для своего национального развития только при Советской власти, и его павильон демонстрирует возрождение народа и высокий уровень сельского хозяйства. Казахская ССР, сбросившая вековой гнет царского режима и своих национальных угнетателей при помощи великого русского народа, быстро возрождается от вековой отсталости, выявляются огромные богатства этой большой страны и постепенно ставятся на службу народу. На научной основе развивается животноводство — специфика республики; началось освоение технических культур. Такой же путь пройден и Киргизской ССР. Поголовье скота в Киргизской ССР достигло 3 миллионов голов. Все животноводство стоит на высоком подъеме; местные породы улучшаются метизацией. Развивается свекловодство, и в Киргизской республике начался промышленный подъем.

Павильон Туркменской ССР показывает, как отсталая скотоводческая страна при социализме быстро превратилась в индустриальную страну с высокой техникой. Большие успехи по хлопководству, по каракулю и, вообще, по сельскому хозяйству. Выделяется по архитектуре и национальному колориту павильон Узбекской ССР. Внутри — царство хлопка. Первое место в мире по урожаю хлопка — 16.1 ц с га! Прекрасные смушки и каракуль! Затем бесконечные подносы с шелковыми коконами, первое место в СССР по шелку. Растет собственная индустрия. Павильон Таджикской ССР показывает много хлопка, большие успехи в шелководстве. Всюду большие успехи: в животноводстве,

плодоводстве, виноградарстве и др. Построены и строятся заводы. Растет культура. Мы не имеем возможности даже бегло коснуться всех 52 павильонов выставки. Имеются специализированные павильоны, как, напр., павильон зерна, павильон животноводства, павильон нефти и др.

Павильон Татарской АССР. Главный зал — снопы ржи, пшеницы и овса — экспонаты павильона.

Фото Л. Погосткова.

Из посадок на открытом воздухе обращают на себя особое внимание плодовые сады по отдельным зонам СССР, великолепный мичуринский сад со скульптурой великого ученого и садовода И. В. Мичурина, привлекают внимание стелющиеся яблони, вишни и посевы зерновых и технических культур.

Поражает воображение вид субтропических культур, показанных на открытом грунте. . .

На выставке хорошо показана роль наших великих вождей в достижении всего этого великолепия от их первых шагов к марксистскому просвещению масс до последних успехов Сталинских пятилеток. Осматривая выставку, всюду ощущаешь ту громадную роль, которую сыграл и играет великий, неутомимый гений вождя — гиганта товарища Сталина. Вот павильон юннатов — скульптура показывает заботу товарища Сталина о молодежи, о их будущности; вот зал Сталинской Конституции — центр Главного павильона; вот в павильоне зерна панно — товарищ Сталин беседует с акад. тов. Цициным; он говорит ему: «Смелее экспериментируйте, мы вас поддержим»; в небольшой фразе — великая сила поддержки передовой науки, направленной на счастье трудящихся. На площади механизации стоит великолепная монументальная скульптура товарища Сталина во весь рост; она высится над всей выставкой, она в центре ее, мимо нее дорога в павильон механизации, знаменуя Сталинскую индустриализацию страны.

Счастлива наша страна, имеющая таких гигантов вождей; велик народ, давший таких сыновей, гигантов мысли и воли к действию. Велик и непобедим народ, в короткий срок построивший на одной шестой земного шара новую, прекрасную человеческую жизнь, всем своим существованием демонстрирующий пути освобождения для всего человечества.

SOVIETSKAIA BOTANIKA

SOMMAIRE

№ 6—7, 1939

Page

I. **V. I. Poljanski.** À propos du quatrevingtième anniversaire de la publication de «L'origine des Espèces» 5
II. **S. V. Jusepczuk.** Le problème de l'espèce sous le jour de la théorie darwinienne . 12
III. **A. P. Iljinski.** Darwin et la phytogéographie 35
IV. **B. N. Gorodkov.** Existe-t-il une parenté entre la végétation des steppes et celle des toundras? 41
V. **I. M. Krascheninnikov.** Les principales voies de l'évolution de la végétation de l'Oural méridional dans leurs rapports avec la paléogéographie du nord de l'Eurasie pendant le Pleistocène et l'Holocène 67
VI. **D. I. Sapozhnikov.** L'évolution de la photosynthèse 100
VII. **A. A. Elenkin.** L'inconsistance de la «loi» de l'équilibre mobile et de la théorie de l'équivalentogenèse 113
VIII. **I. V. Palibine.** Heribert Nilsson et sa lutte contre le darwinisme 129
IX. **R. Singer.** Sur les tendances antidarwiniennes dans la systématique actuelle des Basidiomycètes supérieurs 139
X. **V. I. Poljanski.** Sur une tentative de «réfuter» le darwinisme dans la systématique moderne (à propos du «système dynamique» de Bunzô Hayata) 145
XI. **N. A. Naoumov.** Evolution du parasitisme chez les champignons 155
XII. **M. A. Litvinov.** Influence de la dessiccation sur le *Saccharomyces cerevisiae*, sur son développement, sa variabilité et la formation de ses races 163
XIII. **P. A. Černomaz.** Les perspectives de l'évolution de la théorie darwinienne en l'URSS sur la base des formes socialistes de l'agriculture 199
XIV. **G. A. Šponko** et **G. V. Ozerov.** Influence du pied sur la croissance et le développement de l'arbre fruitier 206
XV. **M. J. Školnik.** Influence des microéléments sur la résistance des plantes à la sécheresse et au sel et sur la composition chimique du grain 218
XVI. **A. V. Jarmolenko.** Sur les bois mésozoïques de l'URSS dépourvus de vaisseaux . 234
XVII. **V. P. Savič.** L'Exposition Agricole de l'URSS de 1939 246

Цена 12 руб.

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

Книги по ботанике

Бондарцева-Монтеверде, В. Н. и **Васильевский, Н. И.** Аскохитоз гороха. 1937. Стр. 88. Ц. 2 р.

Ботанические материалы гербария Ботанического института Академии Наук СССР. Т. VII, вып. 1. 1937. Стр. 75. Ц. 2 р. 50 к.
— Том VII, вып. 4. 1938. Стр. 75—200. Ц. 6 р.
— Том VII, вып. 10—12. 1938. Стр. 201—288. Ц. 3 р.
— Том VIII, вып. 1, 2, 3. 1938. Стр. 41. Ц. 2 р.

Еленкин, А. А. Синезеленые водоросли СССР. Монография пресноводных и наземных Cyanophyceae, обнаруженных в пределах СССР. Ч. I. 1936. Стр. 688. С 96 рис. Ц. 30 р.
— Часть специальная. Вып. I. 1938. Стр. 984. Ц. 45 р.

Еленкин, А. А. Лишайники полярного побережья Сибири. (Записки АН, 8 серия Физ.-Мат., т. XXVII, № 1). 1909. Стр. III+39. Ц. 2 р.

Зинова, Е. С. Водоросли Черного моря окрестностей Новороссийской бухты и их использование. (Труды Севастопольской биологической станции, т. IV.) 1935. Стр. 136. Ц. 6 р.

Крисс, А. Е. Изменчивость актиномицетов. 1937. Стр. 103. Ц. 6 р.

Проблема иммунитета культурных растений. 1936. Стр. 88. Ц. 2 р. 75 к.

Толмачев, А. И. Флора центральной части Восточного Таймыра. Ч. I. (Труды Полярной комиссии, вып. 8). 1932. Стр. 125. Ц. 1 р. 75 к.
— Ч. II (вып. 13). 1933. Стр. 75. Ц. 2 р. 50 к.
— Ч. III (вып. 25). 1935. Стр. 80. Ц. 3 р. 50 к.

Флора и систематика высших растений. Вып. 2. 1936. Стр. 320. Ц. 10 р.
— Вып. 4. (Труды Ботанического института Академии Наук СССР.) 1937. Стр. 452. Ц. 24 р. 50 к.

Флора Сибири и Дальнего Востока. Вып. 1. Двудольные. 1913. Стр. 176. Ц. 2 р. 50 к.
— Вып. 2. 1915. Стр. 177—272. Ц. 2 р. 50 к.
— Вып. 3. 1919. Стр. 273—392. Ц. 2 р. 50 к.

Флора СССР. Том VII. 1937. Стр. XXVI — 792. Ц. 20 р.

Флора юго-востока Европейской части СССР. Алфавитный указатель названий растений томов I — VI. 1938. Стр. 116. Ц. 8 р.

Прием заказов на все издания Академии Наук СССР производится:

В КОНТОРЕ ПО РАСПРОСТРАНЕНИЮ ИЗДАНИЙ «АКАДЕМКНИГА»

Москва, Б. Черкасский, д. 2.

В ФИЛИАЛАХ КОНТОРЫ «АКАДЕМКНИГА»:

Ленинград, 104, просп. Володарского, 53-а.
Киев, ул. Свердлова, 15.
Харьков, 3, ул. Свободной Академии, 13.
Одесса, ул. 10-летия Красной Армии, 28.
Ростов н/Дону, ул. Энгельса, 68.
Минск, Советская, 39.